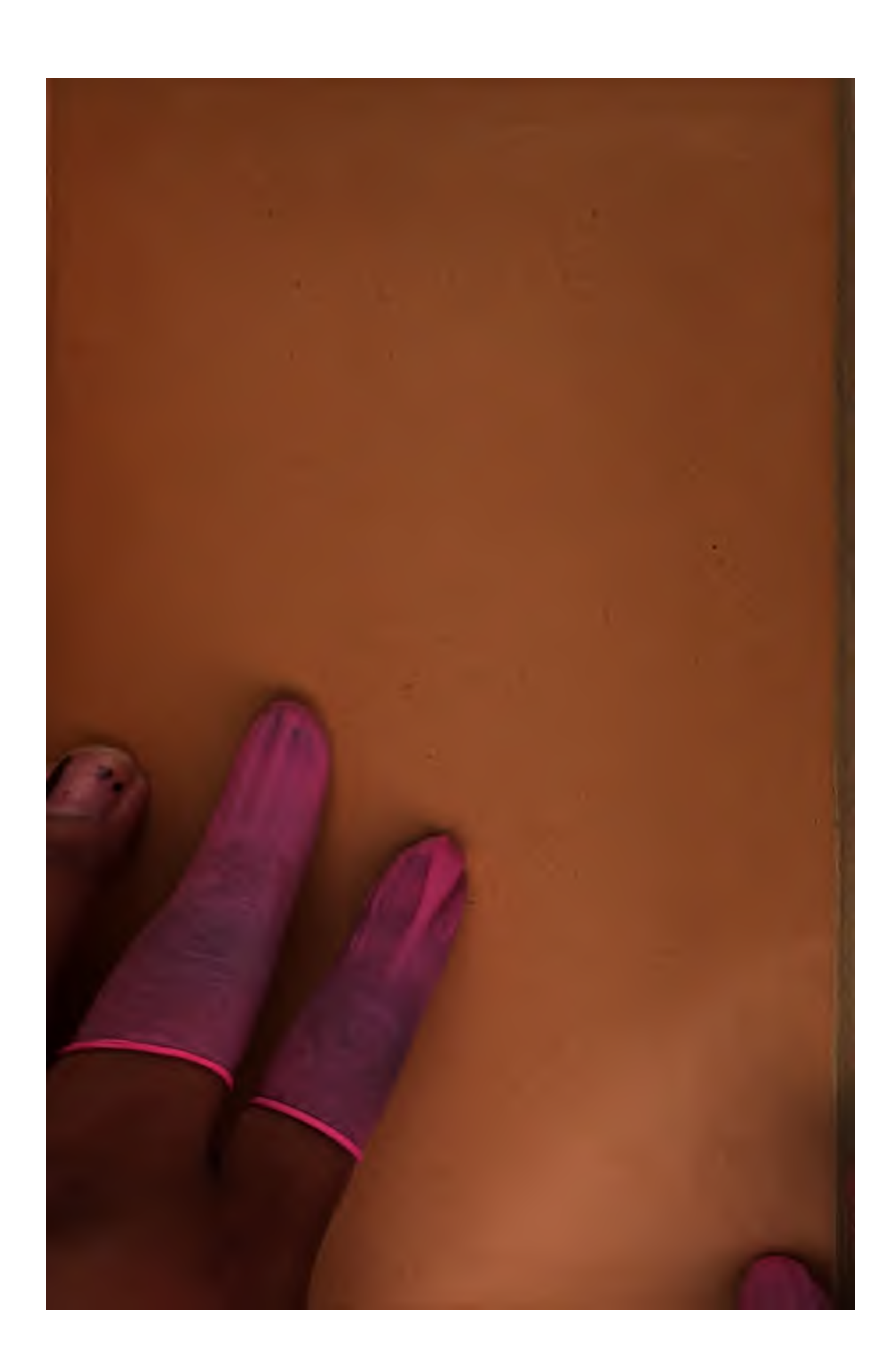
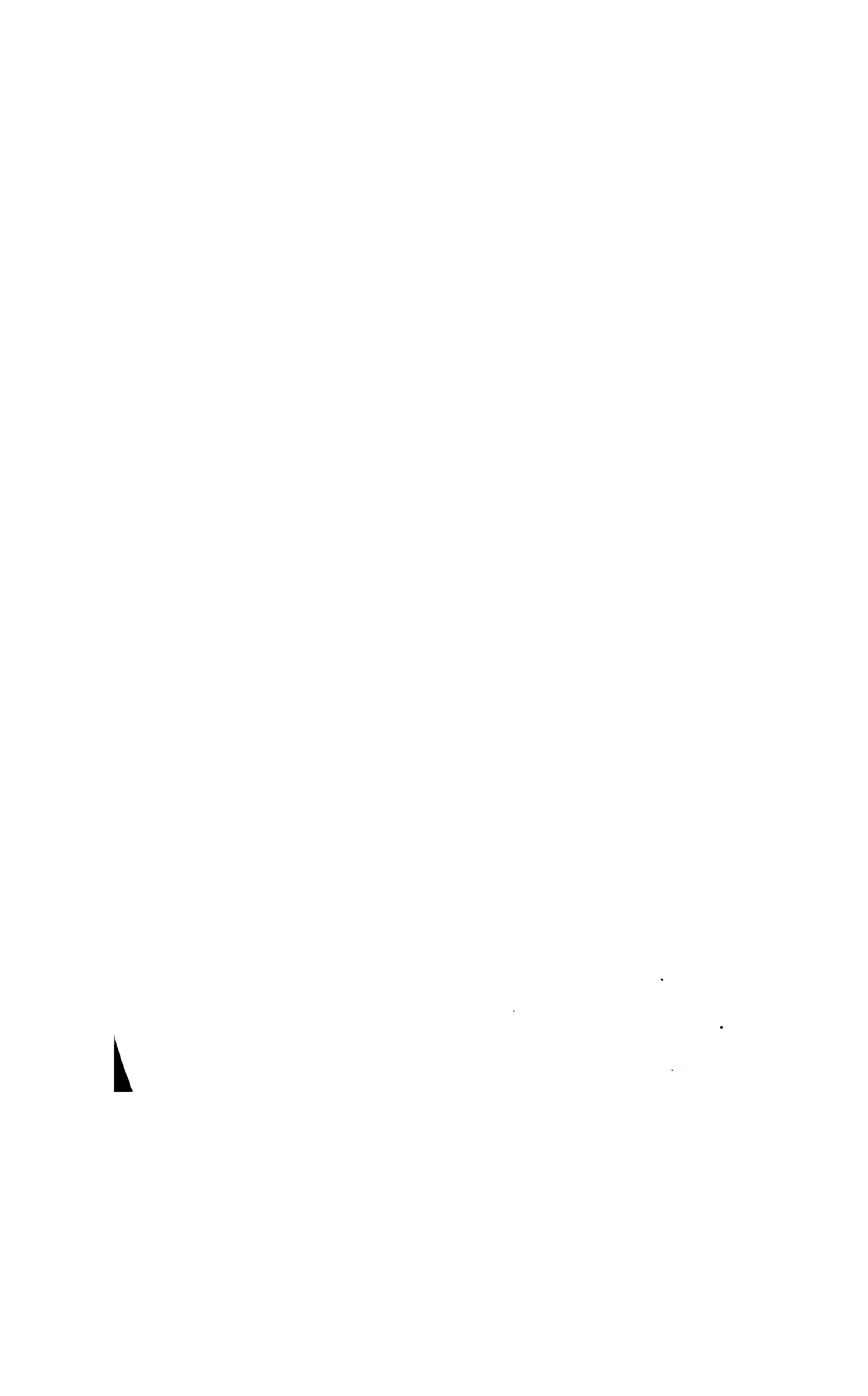



Stanford University Libraries
3 6105 013 953 604







JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Einunddreissigster Band

Mit 18 lithographirten Tafeln und 29 Textabbildungen

Berlin 1898

Verlag von Gebrüder Borntraeger



Inhalt.

Verzeichniss der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter.

Von

K. Puriewitsch.

Einleitung.

Bei der Keimung eines Samens gehen die Reservestoffe aus den Ablagerungsorten in den Keimling über. Als Ablagerungsorte dienen die Endosperme und die Kotyledonen. In diesen sind bekanntlich verschiedene Körper magazinirt, die specifisch verschiedene Verwandlungen beim Mobilisiren erfahren.

Sachs[1]) zeigte, dass, wenn man den Embryo aus dem Samen von Mais oder Gerste herausnimmt und das Endosperm in das Keimbett legt, die Stärke nicht aufgelöst und nicht in Zucker verwandelt wird. Daraus schliesst er, dass die Diastase durch den wachsenden Embryo bereitet wird, und aus demselben in die Zellen der Reservestoffbehälter übergeht. Diese Meinung wurde dann in der Wissenschaft anerkannt. So sagt Pfeffer in seiner Pflanzenphysiologie: „In den Samen der letztgenannten Pflanzen, ebenso im Mais und in Getreidearten, macht sich eine vom Embryo ausgehende Wirkung darin bemerklich, dass die bezüglichen Stoffumwandlungen am Saugorgan beginnen und von diesem aus in das Endosperm vorrücken. Zwar mögen hierbei in den Endospermzellen ausgelöste Actionen mehr oder weniger mitspielen, immerhin kann es nicht zweifelhaft sein, dass fermentartig wirkende Stoffe vom Saugorgan aus in das Sameneiweiss secernirt werden[2]).“

Sachs[3]) zeigte durch seine Versuche, dass, wenn vom jungen

1) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1887, p. 341.

2) Pflanzenphysiologie, Bd. I, p 341.

3) Physiologische Untersuchungen über die Keimung der Schminkbohnen. Gesammelte Abhandl., Bd. I, p. 596.

Keimlinge das Endosperm oder die Kotyledonen abgetrennt sind, sich seine Entwickelung verzögert, und nur ein ganz schwaches Pflänzchen erzielt wird. Van Tieghem[1]) fand aber, dass sich auch in diesem Falle der Embryo entwickeln kann, wenn ihm von aussen die Nährstoffe dargeboten werden. Von den Keimlingen von *Mirabilis Jalapa* waren die Endosperme abgetrennt und statt derselben war auf die Kotyledonen ein Brei aus zerriebenen Endospermen gebracht. Die Ernährung durch Aufnahme organischer Stoffe aus dem Brei wurde in der mehr oder weniger geförderten Entwickelung bemerklich, welche diese Pflanzen gegenüber den nicht gefütterten Pflanzen darboten. Ebensolche Versuche sind von Bloziszewski[2]), Brown und Morris[3]), und Hansteen[4]) mit demselben Erfolg angestellt worden.

Van Tieghem konnte einige Selbstthätigkeit in den Reservestoffbehältern constatiren. Er fand, dass die Endosperme von *Ricinus communis*, die vom Embryo abgetrennt waren, Reservestoffe auflösen können. Aber die Endosperme von *Mirabilis longifolia*, *Canna aurantiaca*, *Aucuba japonica* und *Phoenix dactylifera* zeigten sogar nach längerer Zeit keine Spur von Auflösung der Reservestoffe. Auf diese Versuche gestützt, kommt Van Tieghem zu folgendem Schlusse: „L'albumen oléagineux et aleurique est doué d'une activité propre; il se digera lui-même, et l'embryon ne fait, qu'absorber les produits de cette digestion intérieure: il lui est une nourrice. L'albumen amylacé et l'albumen cellulosique sont au contraire passifs; ils sont digérés par l'embryon, chacun a sa manière, et les produits de cette digestion externe sont ensuite absorbés par lui: il ne lui sont qu'une nourriture[5])."

Diese Ansicht ist indes nicht gerechtfertigt. Bei ihrer selbstthätigen Entleerung vergrösserten sich die Endosperme von *Ricinus* ziemlich stark. Van Tieghem betont, dass die Länge derselben von 12 mm bis 22 mm, und die Breite von 8 bis 16 mm zunahm, wobei sie etwas dicker wurden. Ausserdem absorbirten die Endosperme Sauerstoff und hauchten Kohlensäure aus, sie vollbrachten also den normalen Athmungsprocess. Die Auflösung der Reservestoffe hing ohne Zweifel mit dem Wachsthum der Endosperme zusammen: der eine Theil von Reservestoffen wurde durch die Ath-

1) Annales des sciences naturelles, S. 6, t. XVII (1873), p. 216.
2) Landw. Jahrb. 1876, p. 145.
3) Journal of the chem. Society, Vol. LVII, 1890, Transactions, p. 458.
4) Flora 1894, Ergänzungsband, p. 419.
5) Annales des sciences naturelles, S. VI, t. 4, p. 183.

mung, der andere durch den Aufbau der Zellwände und des organisirten Zellinhalts verbraucht. Alle anderen Endosperme zeigten kein Wachsthum und keine Auflösung der Reservestoffe.

Nach Van Tieghem kommt also dem jungen Keimling und dem Endosperm eine gewisse autonome Thätigkeit zu. Auf ihre Versuche mit Endospermen von Gerste gestützt, gingen aber Brown und Morris zu einer anderen Ansicht bezüglich der Selbstständigkeit der Functionen von Endospermen über. Sie hatten von den Samen der Gerste die Keime nebst Scutellum entfernt und die Endosperme in kleine Löcher in Glimmerplättchen gesteckt. Diese letzteren schwammen auf der Wasseroberfläche, so dass die unteren Theile der Endosperme in das Wasser eintauchten und die Auflösungsproducte auf diese Weise in das Wasser übergehen konnten. Aber bei grosser Zeitdauer der Versuche fanden die Autoren keine Veränderungen in den Endospermen. In anderen Versuchen wurden die von den Endospermen abgetrennten Keimlinge mit ihrem Scutellum den vorher durch Chloroformdämpfe oder durch hohe Temperatur getödteten Endospermen angelegt. Nach einiger Zeit konnte man in den Endospermen einzelne corrodirte Stärkekörner finden und diese Thatsache dient, nach Brown's und Morris' Meinung, als ein Beweis für ihre Ansicht, dass nämlich das Endosperm der Gramineen ein Organ sei, welches zu keiner selbstständigen Function fähig ist und nur als ein Reservestoffmagazin functionirt.

Die Grundlosigkeit dieser Ansicht ergiebt sich aus den Studien von Hansteen. Hansteen[1]) zeigte, dass sich die Endosperme und Kotyledonen ganz selbstthätig entleeren, wenn das entstehende Product aus den Reservestoffbehältern abgeführt wird. Er trennte z. B. bei dem Maissamen Embryo und Scutellum ab und setzte das separirte Endosperm auf einen Gypsguss, der die Form eines Säulchens hatte. Dieses Gypssäulchen stand im Wasser, in das die Auflösungsproducte abgeleitet wurden. Die Endosperme von Mais, welche in einer genügenden Menge Wasser standen, entleerten sich fast vollständig nach 13—18 Tagen; und im Wasser konnte Hansteen eine grosse Menge von Kohlenhydraten, die Fehling'sche Lösung reducirten, nachweisen. Ebenso entleeren sich Endosperme von *Hordeum vulgare*, *Tetragonolobus purpureus* und Kotyledonen von *Lupinus albus*.

Die Ursache der fortschreitenden Entleerung von Endospermen

1) Flora 1894, Ergänzungsband, p. 419.

resp. anderen Reservestoffbehältern sieht Pfeffer[1]) in der continuirlichen Ableitung der Auflösungsproducte. Dieses wird durch Hansteen's Versuche bestätigt, in welchen Gypsgüsse mit den Endospermen von Mais in einer minimalen Menge Wasser oder in einer Zuckerlösung standen. In beiden Fällen wurde die Auflösung der Reservestoffe mehr oder weniger stark gehemmt. Auch fand keine Entleerung statt, als die jungen Maiskeimlinge so eingegypst wurden, dass nur die Endosperme frei blieben. Die mechanische Verhinderung des Wachsthums machte den Uebergang der neuen Mengen von Nährmaterialen überflüssig, und daher stand die weitere Auflösung von Stärke in den Endospermzellen stille. Auch hatte Haberlandt[2]) bemerkt, dass keine Entleerung erfolgt, wenn nur das Scutellum ohne jeden wachsenden Theil mit dem Endosperm in Berührung blieb.

Es ist also zweifellos, dass sich einige Reservestoffbehälter selbstthätig entleeren. Aber es ist eine andere Frage, wie sich dieser Process vollzieht: unter Mitwirkung der Fermente, oder ohne dieselben, ausschliesslich durch die Thätigkeit des Protoplasmas? Hansteen gab keine Antwort auf diese Frage. In den Arbeiten von Linz[3]) und Grüss[4]) finden wir weitere Angaben, welche die selbstthätige Diastasebildung in den Geweben der von den Keimen abgetrennten Endosperme von Mais bestätigen. Linz zeigte ausserdem, dass der Diastasegehalt des sich entleerenden Endosperms von Mais allmählich steigt. Aus allen diesen Angaben kann man aber keinen Schluss darauf ziehen, ob die Diastase die Hauptrolle in der selbstthätigen Entleerung spielt oder ob ihre Bildung und Thätigkeit durch andere Ursachen bedingt wird. Ein Beispiel der unabhängigen Thätigkeit der Diastase kann man in den Versuchen von Van Tieghem u. a. über Ernährung der jungen Keimlinge auf Kosten des Stärkebreis ersehen. Aber wir begegnen in dem Entleerungsprocesse einer complicirteren Erscheinung. Die Diastase wirkt hier innerhalb der Zellen, die lebendig sind; man kann daher denken, dass die Auflösung der Stärkekörner durch die Diastase zum Theil von dem allgemeinen Gange der Lebensprocesse, die sich in lebenden Zellen abspielen, abhängt. Es ist u. A. möglich, dass die regulatorische Thätigkeit des Protoplasmas,

1) Sitzungsber. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 1893, p. 492.
2) Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 8, 1890, p. 40.
3) Pringsheim's Jahrb., Bd. XXIX, 1896, p. 267.
4) Landw. Jahrb., Bd. XXV, 1896, p. 385.

welche Hansteen betont, in diesem Falle nicht darin besteht, dass die Anhäufung von Auflösungsproducten die weitere Wirkung der Diastase stört, sondern darin, dass dieselbe eine Wirkung auf das Zellprotoplasma ausübt, welche die Neubildung von Diastase u. s. w. hemmt.

Wie dem aber auch sei, soviel geht aus den Versuchen von Hansteen jedenfalls hervor, dass die Abführung der Producte das Fortschreiten der Lösung zur Folge hat. Denn diese Thatsache bleibt, gleichviel ob etwa die Gypslösung, wie Grüss[1]) angiebt, die Diastasewirkung retardirt, oder ob der Contact mit dem festen Gypse eine Rolle spielt.

Die bei der Keimung entstehenden Producte der Auflösung von Reservestoffen gehen in die Gewebe des Keimlings über, wo sie verschiedenen Veränderungen unterliegen. Makro- und mikrochemische Untersuchungen vermögen daher nicht die Verbindungen zu präcisiren, welche von Zelle zu Zelle übertreten. Dagegen sind die in das Wasser übertretenden Körper dem Stoffwechsel entzogen und müssen also als solche aus der lebenden Zelle ausgetreten sein.

Einige Reservestoffbehälter (z. B. Kotyledonen, Wurzeln) können noch eine kürzere oder längere Zeit leben und fungiren, nachdem die in ihnen aufgespeicherten Reservestoffe entleert sind. So z. B. können viele Kotyledonen ergrünen und assimiliren und Assimilationsproducte anhäufen. Man darf daher vermuthen dass solche Anhäufung von Stärke oder anderen Stoffen auch erreichbar ist, indem den entleerten Kotyledonen etc. Zuckerlösung von aussen dargeboten wird. Falls dieses für gewisse Fälle zutrifft, so ist doch möglich und anzunehmen, dass es andere Organe giebt, die nach der Entleerung der Reservestoffe ihre Rolle vollendet haben und zu einer Wiederanhäufung von Reservestoffen nicht befähigt sind.

Aus allen diesen Gründen habe ich in den vorliegenden Untersuchungen eine besondere Aufmerksamkeit der selbstthätigen Entleerung der Endosperme gewidmet. Versuche über die selbstthätige Entleerung dehnte ich dann auch auf andere Reservestoffbehälter aus und die Beschreibung hierher gehöriger Erscheinungen findet sich in dem zweiten Capitel meiner Untersuchungen. Das dritte Capitel behandelt die Ursachen und Bedingungen dieser selbstthätigen Entleerung, sowie die Wirkung verschiedener Factoren. Das vierte Capitel enthält Angaben über einige Entleerungsproducte und be-

---

1) l. c., p. 396.

leuchtet die Beziehung zwischen der Entleerung stickstoffhaltiger und stickstofffreier Reservestoffe. Das fünfte endlich bringt Versuche über die Wiederanfüllung der Reservestoffbehälter und über die Wanderung der Assimilations- sowie der Entleerungsproducte.

Der experimentelle Theil dieser Untersuchungen wurde im Leipziger botanischen Institut während des Wintersemesters 1895/6 und Sommersemesters 1896 ausgeführt. Ich möchte die Gelegenheit ergreifen, dem Director des Instituts Herrn Geheimrath Prof. Dr. W. Pfeffer meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für die wissenschaftliche Anregung und Unterstützung, sowie für die Liberalität, mit der er mir die Hilfsmittel des Instituts zur Verfügung stellte.

I. Die Entleerung von Endospermen.

Wie Hansteen gezeigt hat, entleeren sich die Endosperme und Kotyledonen nur dann, wenn die Möglichkeit für die Auswanderung der entstehenden Producte gegeben ist. Zur Abführung dieser Lösungsproducte dienten in Hansteen's Versuchen Gypsgüsse, welche angelegt wurden an jenen Theilen der Endosperme resp. Kotyledonen, die unmittelbar oder mittelst besonderer Organe mit dem Embryo in inniger Berührung stehen. Bei meinen Versuchen benutzte ich zum Theil dieselbe Methode. Zu diesem Zwecke bereitete ich vorläufig kleine Gypssäulchen von konischer Form, 1½—3 cm hoch und 0,5—1 cm in ihrem unteren Durchmesser. An ihrem Scheitel wurden diese Säulchen mit kleiner Vertiefung versehen. Die Endosperme resp. andere Reservestoffbehälter wurden, nachdem sie von den Embryonen resp. jungen Pflanzen abgetrennt waren, mittelst des Gypsbreies an die Scheitel der Säulchen angebracht und dann die letzteren in Krystallisirschalen gestellt, in denen so viel Wasser war, dass es ungefähr die halbe Höhe der Säulchen erreichte. Da es auf Ausschluss von Bakterien und Schimmelpilzen ankam, so war ein sorgfältiges Sterilisiren aller Utensilien nothwendig. Die Samen wurden auf 1—2 Stunden in 3proc. Lösung von Kupfersulfat gebracht, dann rasch mit sterilisirtem Wasser gewaschen und in Wasser gelegt. Ueber jede Krystallisirschale, in welcher Gypssäulchen mit Endospermen standen, wurde eine tubulirte Glasglocke gestülpt, die mit einem sterilisirten Baumwollpfen geschlossen und mit Sublimatlösung (1 auf 1000) gesperrt

war. Alle Utensilien, auch der Gyps wurden durch zweimalige Erhitzung während zwei Stunden auf 160 ° C. sterilisirt; auch wurden die Gypssäulchen zweimal im Dampfkochapparat sterilisirt. Das Wasser, in dem die Gypssäulen mit den Objecten standen, wurde dreimal je 1—1½ Stunden gekocht. Zum Wasser wurde meistens (aber nicht immer) KH_2PO_4 (0,5 g auf 1 l) und 1 ccm von 5 % Phosphorsäurelösung auf 1 l Wasser zugesetzt, um die Entwickelung etwa noch vorhandener Bakterien zu verhindern. Die tubulirte Glasglocke, unter welcher die Krystallisirschale stand, wurde ca. 24 Stunden vor dem Ansetzen der Objecte mit Sublimatlösung sorgfältig gewaschen und stehen gelassen. Diese Operation hatte den Zweck, die in der Luft schwebenden Sporen und Bakterien zu beseitigen. Die Operationen der Abtrennung des Embryos vom Endosperm oder von den Kotyledonen und die Befestigung derselben an die Gypsäule wurden innerhalb eines grossen gläsernen Kastens vorgenommen, der mit einer kleinen Thür versehen war, durch welche ich meine vorher gut mit Sublimatlösung, Alkohol und Aether gewaschenen Hände einführen konnte. Mit scharfem Messer wurden dann die Keime aus den Samen entfernt, die Endosperme wurden zwei bis drei Minuten in Formaldehydlösung[1]) getaucht, mit sterilisirtem Wasser abgespült und mittelst des Gypsbreies an die Gypssäulen angesetzt. Die letzteren wurden dann in die mit Wasser gefüllten Krystallisirschalen gestellt, und diese wieder mit den oben erwähnten tubulirten Glasglocken bedeckt. Dach, Wände und Boden des Kastens wurden mehrere Stunden vor dem Herstellen der Kulturen mit Sublimatlösung, dann mit sterilisirtem Wasser behandelt, und endlich noch längere Zeit Wasserdampf in den Kasten geleitet. Bei strenger Beobachtung aller Vorsichtsmassregeln gelang es nach einiger Uebung, die Kulturen ganz steril zu erhalten.

Die auf diese Weise hergestellten Kulturen standen gewöhnlich im Wärmezimmer bei 25—27 ° C. Wenn es nöthig war, die Auflösung der Reservestoffe quantitativ zu verfolgen, wurden die Objecte von Zeit zu Zeit in neues Wasser gebracht. Diese Operation der Erneuerung des Wassers fand in dem oben beschriebenen Glaskasten und unter denselben Vorsichtsmassregeln statt.

Als Versuchsobjecte dienten die Endosperme verschiedener Samen. Alle diese Objecte ergaben eine selbstthätige Entleerung

---

1) Auf 1 l Wasser wurden 2,5 ccm des käuflichen 40proc. Formaldehyds genommen.

der Reservestoffe. Ausser der mikroskopischen Controle der Entleerung wurden aber auch die in das Wasser eingetretenen Stoffe bestimmt und verfolgt.

Als die geeignetsten Objecte für Versuche über die selbstthätige Entleerung der Reservestoffbehälter erscheinen Endosperme und besonders die der Gramineen, die leicht von dem Embryo abgetrennt werden können. Die Endosperme der Gramineen haben ausserdem den Vortheil, dass bei der Keimung ihr Volumen fast gar nicht zunimmt. Es scheint mir zweckmässiger, in erster Linie die Versuche mit den Endospermen der Gramineen anzuführen und aus diesen Versuchen einige Schlussfolgerungen zu ziehen, die durch Versuche mit anderen Objecten bestätigt werden.

Versuche mit Endospermen.

Wie schon oben gesagt, verwendete ich für diese Versuche vorzugsweise die Endosperme der Gramineen, welche sich bei der Keimung fast gar nicht vergrössern. Von denselben habe ich untersucht die Endosperme von *Zea Mays*, *Triticum sativum*, *Secale cereale*, *Hordeum distichum* und *Oryza sativa*. Ausserdem gebrauchte ich noch für die Versuche Endosperme von *Tetragonolobus purpureus* und *Phoenix dactylifera*. Ich will noch bemerken, dass zu den Versuchen nur ausgesuchte keimfähige Samen verwendet wurden.

Um die erfolgte Auflösung der Stärke in Endospermen von *Zea Mays* und anderen Gramineen zu verfolgen, halbirte ich die Endosperme. Von einer Hälfte nahm ich mit dem Rasirmesser einen dünnen Schnitt, der mikroskopisch untersucht wurde; die andere Hälfte, in Alkohol gelegt, diente mir als Controlobject. Die mikroskopische Untersuchung der Schnitte ergiebt ein gutes Resultat nur dann, wenn im Endosperm schon ganz, oder theilweise entleerte Zellen sind. Bei Beginn des Versuchs ist es bequemer auf folgende Weise zu operiren: das Endosperm wird halbirt und von verschiedenen Theilen der einen Hälfte werden kleine Mengen von Stärke entnommen. Man kann sich durch mikroskopische Untersuchung dieser Proben leicht eine Vorstellung (sogar zum Theil quantitativ) von der Corrosion der Stärkekörner in verschiedenen Theilen des Endosperms machen.

Um ein Bild der Entleerung der Endosperme zu geben, führe ich hier Versuche mit Endospermen der obengenannten Pflanzen an.

Versuch 1. *Zea Mays*, Pferdezahn. Bei Zimmertemperatur 15—19° C. 19. November: Beginn des Versuchs.

10. December: Corrodirte Stärkekörner in Zellen nächst dem Scutellum.

16. December: Viel corrodirte Stärkekörner in Zellen an der Peripherie und in den inneren Theilen des Endosperms.

Versuch 2. *Zea Mays*, Pferdezahn. Temperatur 25—26° C. 21. November: Beginn des Versuchs.

11. December: Corrodirte Stärkekörner in den Zellen der Scutellumseite und hier und da in den unter der Kleberschicht liegenden Zellen.

20. December: Die Corrosion der Stärkekörner sehr bedeutend, aber das Gebiet der Corrosion ist sehr wenig vergrössert.

Versuch 3. *Zea Mays*, klein gelb. Temperatur 15—16° C. 13. December: Beginn des Versuchs.

30. December: Corrodirte Stärkekörner finden sich in den Zellen der Scutellumseite und der Peripherie.

Versuch 4. *Zea Mays*, klein gelb. Temperatur 25° C. 8. December: Beginn des Versuchs.

22. December: Corrodirte Stärkekörner in den Zellen der Scutellumseite.

30. December: Die Corrosion der Stärkekörner ist sehr bedeutend und corrodirte Körner befinden sich überall im Endosperm ausser in dessen inneren Theilen.

Versuch 5. *Zea Mais*, Gutzko. Temperatur 25° C. 15. December: Beginn des Versuchs.

20. December: Es giebt fast nirgends corrodirte Stärkekörner.

29. December: Corrodirte Körner in den Zellen der Scutellumseite und hier und da an der Peripherie des Endosperms.

Versuch 6. *Zea Mays*, gross gelb. Temperatur 25° C. 23. März: Beginn des Versuchs.

1. April: In wenigen Zellen der Scutellumseite und an der Peripherie befinden sich corrodirte Stärkekörner.

8. April: Nur die Zellen des inneren verhältnissmässig kleinen Theiles des Endosperms enthalten ganz intacte Stärkekörner.

Versuch 7. *Zea Mays*, roth türkisch. Temperatur 15—19° C. 13. December: Beginn des Versuchs.

28. December: Die Stärkekörner sind stark corrodirt und befinden sich in allen Theilen des Endosperms.

Versuch 8. *Zea Mays*, roth türkisch. Temperatur 25° C. 17. December: Beginn des Versuchs.

24. December: Hier und da in den Zellen der Scutellumseite kann man corrodirte Stärkekörner finden.

2. Januar: Corrodirte Stärkekörner in allen Zellen des Endosperms.

13. Januar: Die Stärkekörner sind stark corrodirt; hier und da an der Peripherie des Endosperms kann man leere Zellen treffen.

Versuch 9. *Zea Mays*, roth türkisch. Temperatur 25° C. 19. December: Beginn des Versuchs.

27. December: Die Zellen nächst dem Scutellum und viele Zellen an der Peripherie des Endosperms enthalten ohne Ausnahme corrodirte Stärkekörner.

10. Januar: Ueberall sind stark corrodirte Stärkekörner; auch einige leere Zellen an der Scutellumseite und der Peripherie des Endosperms. Nach dem Einengen reducirt die Flüssigkeit, in der die Gypssäulchen nebst den Endospermen standen, Fehling'sche Lösung.

Versuch 10. *Zea Mays*, Cinquantino (1895). Temperatur 25° C. 11. Februar: Beginn des Versuchs.

18. Februar: Ueberall sind fast alle Stärkekörner stark corrodirt.

23. Februar: In einer grossen Anzahl von Endospermen sind die peripherischen Zellen fast ganz entleert. Nach dem Einengen reducirt die Kulturflüssigkeit Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 11. *Zea Mays*, Cinquantino (1894). Temperatur 25° C. 11. Februar: Beginn des Versuches.

18. Februar: In allen Theilen des Endosperms sind fast sämmtliche Stärkekörner stark corrodirt.

23. Februar: Die Entleerung ist ziemlich stark vorgeschritten; mehrere Zellenschichten an der Peripherie des Endosperms sind stärkefrei, aber in den Centralzellen befindet sich noch viel Stärke. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 12. *Zea Mays*, Cinquantino (1894). Temperatur 25° C. 22. Februar: Beginn des Versuchs.

1. März: Ueberall im Endosperm sind grosse Mengen von corridirten Stärkekörnern; mehrere Zellen am Scutellum und in den peripherischen Schichten sind fast entleert. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 13. *Zea Mays*, Cinquantino (1894). Temperatur 15—19° C. 27. Februar: Beginn des Versuchs.

6. März: Die an der Peripherie liegenden Zellen, die ca. ein Drittel des ganzen Endosperms betragen, sind entleert; in den inneren Zellen befinden sich stark corrodirte Stärkekörner; die Endosperme sind von weicher Consistenz und halb durchsichtig.

11. März: Ausser den Zellen in einem kleinen Centraltheil des Endosperms sind alle übrigen ganz entleert und fangen hier und da an zusammenzufallen. Die Kulturflüssigkeit reducirt die Fehling'sche Lösung sehr stark.

Versuch 14. *Triticum sativum.* Temperatur 25° C. 2. März: Beginn des Versuchs.

14. März: Fast kein Anfang der Entleerung; nur hier und da befinden sich schwach corrodirte Stärkekörner in den dem Scutellum anliegenden Zellen.

20. März: Stark corrodirte Stärkekörner in den Zellen bei dem Scutellum und an der Peripherie des Endosperms; in den Centralzellen sind hier und da sehr schwach corrodirte Stärkekörner sichtbar.

30. März: Die Zellen nächst dem Scutellum sind fast ganz entleert und auch viele Zellen, die an der Peripherie des Endosperms liegen. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung schwach.

Versuch 15. *Triticum sativum.* Temperatur 25° C. 2. Juni: Beginn des Versuchs.

20. Juni: In den Zellen am Scutellum befindet sich keine Stärke mehr; in den anderen Theilen des Endosperms, besonders in den Zellen an der Peripherie sind alle Stärkekörner sehr stark corrodirt.

4. Juli: Nur im Centraltheil des Endosperms befindet sich eine Gruppe von Zellen, die viel Stärkekörner enthalten; in den anderen Theilen sind die Zellen ganz entleert. Die Endosperme sind von weicher Consistenz und halb durchsichtig. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark

Versuch 16. *Secale cereale*. Temperatur 25° C. 30. Mai: Beginn des Versuchs.

10. Juni: Viele Stärkekörner, besonders in den Zellen am Scutellum sind stark corrodirt.

17. Juni: Ueberall im Endosperm sind die Stärkekörner stark corrodirt.

24. Juni: Nächst dem Scutellum und hier und da an der Peripherie des Endosperms befinden sich entleerte Zellen. In der Kulturflüssigkeit wurde, nachdem sie eingeengt war, die Zuckermenge vor und nach der Inversion bestimmt. Dieselbe beträgt:

Nach der Inversion . . 0,839 g CuO.
Vor der Inversion . . 0,454 g CuO.

Versuch 17. *Secale cereale*. Temperatur 25° C. 1. Juni: Beginn des Versuchs.

19. Juni: In allen Theilen des Endosperms sind stark corrodirte Stärkekörner und die Zellen nächst dem Scutellum enthalten keine Stärke mehr. Die Gypssäulchen nebst den Endospermen wurden in neues Wasser gebracht.

27. Juni: Ueberall sind stark corrodirte Stärkekörner und an der Peripherie der Endosperme entleerte Zellen. Die Endosperme sind von weicher Consistenz und halbdurchsichtig. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 18. *Hordeum distichum*. Temperatur 25° C. 21. April: Beginn des Versuchs.

13. Mai: Ueberall stark corrodirte Stärkekörner; die Zellen am Scutellum und an der Peripherie sind fast entleert. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark.

Versuch 19. *Hordeum distichum.* Temperatur 25 °C. 4. Juni: Beginn des Versuchs.

14. Juni: Sehr viele corrodirte Stärkekörner, besonders in den Zellen am Scutellum. Das Wasser wird erneuert. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung.

24. Juni: Die Zellen nahe dem Scutellum und mehrere Zellen in den peripherischen Theilen des Endosperms sind fast entleert; in den inneren Theilen sind alle Stärkekörner stark corrodirt. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 20. *Oryza sativa.* Temperatur 25 ° C. 14. April: Beginn des Versuchs.

26. April: Hier und da, vorzugsweise bei dem Scutellum sind die Stärkekörner corrodirt.

10. Mai: Die Zellen am Scutellum sind fast entleert; in anderen Theilen der Endosperme sind alle Stärkekörner stark corrodirt.

17. Mai: Viele Zellen an der Peripherie der Endosperme enthalten keine Stärke mehr und die Endosperme sind von ganz weicher Consistenz. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 21. *Tetragonolobus purpureus.* Temperatur 25 ° C. 17. Juni: Beginn des Versuchs.

27. Juni: Die Zellen, die dem Gyps anliegen, haben ihren Inhalt fast verloren; in den anderen Zellen ist der Inhalt fast gar nicht verändert.

5. Juli: Fast alle Zellen, mit Ausnahme von den der oberen Endospermtheile, haben ihren Inhalt verloren und sind ein wenig zusammengefallen. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark.

Versuch 22. *Phoenix dactylifera.* Da die Abtrennung des Embryos von den Samen ziemlich schwierig ist, benutzte ich für die Versuche angekeimte Samen, deren Würzelchen 3—7 cm lang waren. Die Samen keimten im ausgewaschenen und ausgeglühten

Sand und, nachdem die Würzelchen die oben genannte Länge erreicht hatten, war der Keim leicht aus dem Samen ohne Schädigung zu entfernen. Das Endosperm wurde dann an dem Gypssäulchen mittelst Gypsbreies so befestigt, dass dieser die Stelle des Saugorgans einnahm. Die Kultur wurde dunkel bei 27° C. gehalten.

30. April: Beginn des Versuchs.

5. Juni: Beim Vergleich der mikroskopischen Schnitte der Versuchsobjecte mit denen von den Controlobjecten, die am 30. April in Alkohol gelegt waren, ergab sich kein bedeutender Unterschied zwischen beiden. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark.

Versuch 23. *Phoenix dactylifera.* Temperatur 27°C. 15. Mai: Beginn des Versuchs.

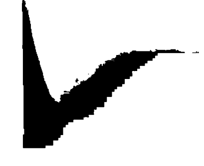
9. Juni: Die Reservecellulose ist nicht merklich aufgelöst. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark.

Versuch 24. *Phoenix dactylifera.* Temperatur 27° C. 6. Juli: Beginn des Versuchs.

12. Juli: Erneuerung des Wassers.

29. Juli: Die Veränderungen in den Zellenwänden sind im Vergleich mit den Controlobjecten vom 6. Juli unbedeutend. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Wie die angeführten Versuche zeigen, sind nicht alle Maissorten in gleichem Grade zur selbstthätigen Entleerung befähigt. Von den sechs untersuchten Sorten erwies sich Cinquantino am geeignetsten. Nur die Endosperme dieser Sorte entleerten sich in verhältnissmässig kurzer Zeit fast ganz, während die der anderen Sorten nur mehr oder weniger corrodirte Stärkekörner entweder in allen oder nur in einigen Zellen enthielten. Am wenigsten befriedigende Resultate ergab der Pferdezahnmais, bei dem man erst nach 20 Tagen corrodirte Stärkekörner beobachten konnte (Versuch 1 und 2); bessere wurden mit einer kleinen gelben Sorte und mit grossen Gutzko erzielt, wo sich im Endosperm corrodirte Stärkekörner nach 14 Tagen fanden (Versuch 3—5). Dann folgen die grosse



'be Sorte und die rothe türkische, die nach sieben bis acht Tagen Corrosion der Stärkekörner aufwiesen (Versuch 6—9). In den

Endospermen des Cinquantino kann man schon nach drei Tagen corrodirte Stärkekörner beobachten.

Die Eigenschaften sind indess individuell verschieden. So kam z. B. dem im Leipziger Garten in den Jahren 1894 und 1895 erzogenen Cinquantino nicht die gleiche Entleerungstüchtigkeit zu; die Entleerung ging an dem Samen von 1894 viel schneller von Statten.

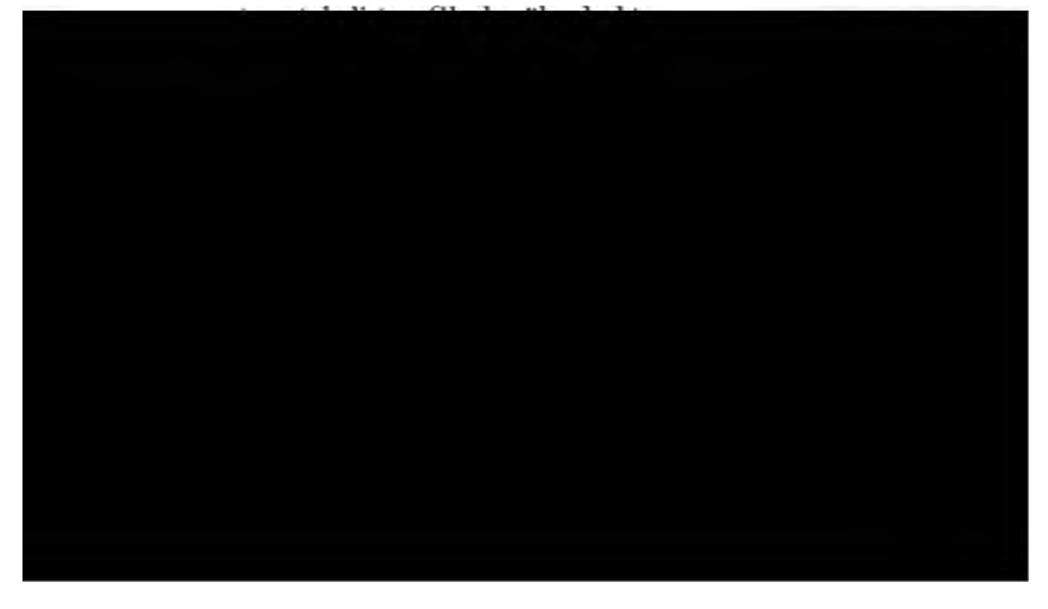
Wie bereits angedeutet, kann man die ersten corrodirten Stärkekörner schon zwei oder drei Tage nach Beginn des Versuchs beobachten. Solche Stärkekörner befinden sich in den Zellen, die dem die Stelle des Scutellums einnehmenden Gypse anliegen. Von diesen Zellen dehnt sich die Stärkeauflösung dann, der Peripherie des Endosperms folgend, von Aussen nach Innen weiter aus. Die Auflösung der Stärke geht mit der Zeit schneller und schneller vor sich; die Zellen werden leer, und nach 15 Tagen vom Beginn des Versuchs ab kann man am Querschnitte eines solchen Endosperms sehen, dass die peripherischen Theile desselben aus entleerten Zellen bestehen und nur im Centrum eine kleine Gruppe von Zellen, die ziemlich stark corrodirte Stärkekörner enthalten, liegt. Das Endosperm wird zu dieser Zeit von weicher Consistenz und halb durchsichtig. Endlich nach weiteren fünf bis sechs Tagen verlieren auch die Centralzellen ihre Stärke, und das Endosperm fängt an zusammenzufallen. Nach mehreren Tagen vom Beginn des Versuchs ab, kann man schon nach dem äusseren Ansehen darauf schliessen, ob Auflösung der Stärke stattfand oder nicht. Im ersteren Falle verliert die Oberfläche des Endosperms ihren Glanz, indessen im letzteren unterscheidet sie sich fast gar nicht von der Oberfläche frischer Samen.

Die Endosperme anderer von mir untersuchten Gramineen zeigen denselben Gang der Entleerung wie Mais, nur mit dem Unterschied, dass die Auflösung der Stärke in ihnen später beginnt und weit langsamer vor sich geht. Was die Endosperme von *Phoenix dactylifera* betrifft, so sistirt die Entleerung derselben kurz nach dem Beginn des Versuchs aus folgender Ursache: In normal keimenden Samen wird die Abführung der Auflösungsproducte durch ein besonderes Organ vermittelt, das in dem Maass, als sich die Reservecellulose löst, nachdringt und sich der Schicht der schon entleerten und zusammengefallenen Endospermzellen fest anlegt, während bei der Entleerung der Endosperme, vermittelst der Gypssäulchen diese den Endospermzellen nur während der ersten Zeit des Versuchs

fest anliegen, in Folge der späteren Auflösung der berührenden Zellwände. Dessen ungeachtet konnte ich kleine Unterschiede zwischen den Zellenwänden der Endosperme, die sich 15—17 Tage auf den Gypssäulen befanden, und der Controlobjecte beobachten.

Im Grossen und Ganzen unterscheidet sich die selbstthätige Entleerung von Endospermen nicht von der Entleerung, wie sie bei der Keimung stattfindet. Bei mehreren Objecten vollzieht sich die erstere langsamer als die letztere, und das kann man dadurch erklären, dass erstens die Auflösungsproducte eine ziemlich dicke Schicht von Gyps passiren müssen und zweitens, dass das Wasser, in welchem die Gypssäulchen stehen, sich allmählich mehr und mehr mit den Entleerungsproducten anreichert.

Die beschriebenen Erscheinungen beweisen zweifellos, dass die Endosperme von Gramineen und anderen Pflanzen lebendige Organe sind, bei denen jede einzelne Zelle zu selbstständigen Functionen fähig ist. Man könnte nun gegen die angeführten Versuche zweierlei Einwände erheben. Der erste besteht darin, dass in allen von mir beschriebenen Versuchen die Endosperme auf Gypssäulen angebracht wurden, der Gyps aber eine Wirkung, gleichviel mechanisch oder chemisch, auf die Entleerung äussern könnte. Um diese Frage aufzuklären, wurden die Endosperme auf ihrer Scutellumseite ohne die Vermittelung des Gypses in unmittelbare Berührung mit dem Wasser gebracht, indem sie mit der dem Scutellum gegenüberliegenden Seite an centimeterlangen, 24 Stunden in 0,1 proc. Sublimatlösung sterilisirten Wachsstäbchen angeklebt wurden, welche wieder mit ihrem Ende an einer Glastafel befestigt waren, die auf der Krystallisirschale so auflag, dass die Endosperme die Wasseroberfläche gerade berührten. Zuletzt wurde Alles mit einer durch Sublimatlösung ab-



Zur Aufklärung dieser Frage entfernte ich die Keime von den durch halbstündiges Einlegen in 7 proc. Kupfervitriollösung sterilisirten Samen und liess dann die allein übrig gebliebenen Endosperme zwölf Stunden in Wasser aufquellen[1]).

Versuch 25. *Zea Mays*, Cinquantino. Es wurden zwei Kulturen, je 15 Endosperme, die eine wie soeben angegeben und die andere auf die gewöhnliche Weise hergestellt und beide im Dunkelzimmer bei 25 ° C. gehalten. 14. März: Beginn des Versuchs.

24. März: In beiden Kulturen enthalten die Endosperme stark corrodirte Stärkekörner; im Grossen und Ganzen ergiebt sich kein Unterschied zwischen den Endospermen beider Kulturen. Die Kulturflüssigkeiten reduciren nach Einengen auf geringes Volum Fehling'sche Lösung gleich stark.

Aus diesem Versuch geht hervor, dass der Embryo nebst Scutellum keine Wirkung auf die nächst folgende selbstthätige Entleerung der Endosperme von Mais zeigt. Jede einzelne Endospermzelle kann selbstständig und vom Embryo unabhängig Diastase bilden und daher darf ein Organ, welches aus solchen selbst fungirenden Zellen besteht, keinen Falls todter Reservestoffbehälter genannt werden.

Ausser den Versuchen mit den oben genannten Endospermen wurden noch solche mit Endospermen von *Ricinus communis*, *Pinus Pinea* und *Mirabilis Jalapa* gemacht. Die Endosperme von *Ricinus communis* trennten sich in Folge ihres Wachsthums von dem Gyps ab, und die Entleerungsproducte konnten nicht in's Wasser gelangen. Obgleich sie nach einiger Zeit grosse Mengen von Reservestoffen verloren hatten, kann ich doch diesen Verlust nicht ihrer Entleerung und der damit verbundenen Abführung der Auflösungsproducte in's Wasser zuschreiben, schon deshalb, weil das Wasser weder Zucker noch Fett enthielt. Bei *Pinus Pinea* und *Mirabilis Jalapa* konnte ein Verschwinden der Reservestoffe aus den Zellen nicht beobachtet werden, obgleich die Endosperme von *Pinus* nach kurzer Zeit eine ganz weiche Consistenz annahmen.

---

1) Alle diese Operationen wurden in dem oben beschriebenen Glaskasten ausgeführt.

II. Die Entleerung von verschiedenen anderen Reservestoffbehältern.

Ebenso wie die Endosperme sind auch andere Reservestoffbehälter zur selbstthätigen Entleerung befähigt, wenn nur die dabei entstehenden Auflösungsproducte aus ihren Geweben weggeführt werden können. Ich habe Versuche mit Kotyledonen, Zwiebeln, Wurzeln, Rhizomen gemacht und alle diese Objecte haben die selbstthätige Entleerung auf das Deutlichste erwiesen. Im Folgenden führe ich die Versuche mit diesen Reservestoffbehältern an.

Versuche mit Kotyledonen.

Die für den Versuch ausgewählten Samen wurden auf 1 bis 1½ Stunden in 3proc. Kupfervitriollösung eingelegt, mit sterilisirtem Wasser sorgfältig gewaschen und in diesem 48 Stunden liegen gelassen. Die Kotyledonen wurden dann abgeschnitten und mit der Schnittfläche auf den Gypssäulchen angebracht, und zwar benutzte ich solche Kotyledonen, die bei der Keimung ihr Volumen nicht vergrössern. *Phaseolus multiflorus* bildet dabei an der dem Gyps anliegenden Schnittfläche eine Korkschicht, die das Austreten von Auflösungsproducten in das Wasser stört. Daher wurden die Samen in gewaschenem und gut geglühtem Sande zur Keimung gebracht, bis die Würzelchen 5—7 cm Länge erreicht hatten und dann die Kotyledonen nebst den anliegenden Theilen von Achsenorganen, deren gesammte Länge nicht mehr als 0,5 cm betrug, abgeschnitten und dieses Stück von Achsenorganen ganz nebst der Kotyledonenbasis eingegypst. Auf diese Weise fand die Ableitung der Entleerungsproducte durch die Gewebe der Achsenorgane statt.

Versuch 26. *Lupinus albus*. Temperatur 25° C. 30. November: Beginn des Versuchs.

7. December: In den unteren dem Gyps zugekehrten Hälften der Kotyledonen ist die Stärke, die sich bei der Keimung bildet, verschwunden, während sie sich in den oberen in grösserer Menge findet. Die Menge von Proteïnstoffen hat unbedeutend abgenommen.

Versuch 27. *Lupinus albus*. Temperatur 25° C. 19. December: Beginn des Versuchs.

28. December: Die Stärke ist überall aufgetreten; in den oberen und unteren Theilen der Kotyledonen in fast gleicher, in den mittleren in etwas grösserer Menge.

17. Januar: In den unteren Theilen der Kotyledonen (4—6 mm) zeigen sich fast vollkommen entleerte Zellen, d. h. dieselben zeigen weder Stärke noch Proteïnstoffe, in den mittleren Theilen finden sich sehr wenig, in den oberen viel Stärke und Proteïnstoffe.

Versuch 28. *Lupinus albus*. Temperatur 25 ° C. 30. December: Beginn des Versuchs.

17. Januar: Neubildung von Stärke und unbedeutende Auflösung der Proteïnstoffe.

25. Januar: Im unteren und mittleren Theile der Kotyledonen ist keine, im oberen eine ziemlich grosse Menge von Stärke nachweisbar; die Menge der Proteïnstoffe ist sehr wenig zurückgegangen. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung sehr schwach. Nach Entfernung des Gypses wurde ein Tropfen der stark eingedampften Kulturflüssigkeit mit Alkohol versetzt, worauf sich bei der mikroskopischen Untersuchung kleine, in heissem Wasser leicht lösliche und in gesättigter Asparaginlösung unlösliche Kryställchen nachweisen liessen.

2. Februar: In den oberen Theilen der Kotyledonen ist keine Stärke mehr, in den unteren sind die Zellen fast entleert, in den mittleren finden sich Proteïnstoffe in ganz kleiner Menge. In der Kulturflüssigkeit konnte man nach dem vorigen Verfahren ziemlich grosse Mengen von Asparagin nachweisen.

Versuch 29. *Lupinus albus*. Temperatur 25 ° C. 40 Kotyledonen. 29. Januar: Beginn des Versuchs.

17. Februar: In den unteren Kotyledonentheilen zeigen sich sehr kleine Mengen von Stärke, dagegen ziemlich grosse von Proteïnstoffen; in den mittleren und oberen sind Stärke und Proteïnstoffe in grösserer Quantität vorhanden. Aus der Kulturflüssigkeit wurde wieder der Gyps entfernt und dieselbe fast völlig eingedunstet. Nach 24 Stunden waren ziemlich viele kleine Kryställchen ausgeschieden, die nach ihrer Form den Asparaginkrystallen sehr ähnlich waren.

Nach dem Umkrystallisiren und Trocknen über H_2SO_4 betrug ihr Gewicht 1.106 g. Zu ihrer Identificirung wurde der Wassergehalt bestimmt; derselbe betrug 12,01 %. Sie waren in Alkohol und gesättigter Asparaginlösung unlöslich, dagegen lösten sie sich in gesättigter Glutaminlösung. Ihre krystallinische Kupferverbindung war derjenigen des Asparagins sehr ähnlich.

Versuch 30. *Lupinus albus.* Temperatur 15—20° C. 23. März: Beginn des Versuchs.

20. April: Die Zellen der unteren und mittleren Kotyledonentheile sind vollkommen entleert. in den oberen Zellen findet sich keine Stärke und nur sehr wenig Proteïnstoffe. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung sehr schwach. Nach dem vorgenannten Verfahren wurde eine bedeutende Menge von Asparagin in derselben nachgewiesen.

Versuch 31. *Lupinus albus.* Temperatur 27° C. 16. Februar: Beginn des Versuchs.

6. März: In den unteren und mittleren Kotyledonentheilen finden sich entleerte Zellen; in den oberen Zellen eine grosse Menge von Proteïnstoffen, aber keine Stärke. Die Kulturflüssigkeit enthält keinen Zucker, sondern ziemlich viel Asparagin.

Versuch 32. *Lupinus albus.* In diesem Versuche wurden die Kotyledonen in unmittelbare Berührung mit Wasser gebracht, wie das im vorigen Capitel für Endosperme von Mais und Weizen beschrieben war. Da sich dieselben aber nicht an Wachs ankleben liessen, wurden sie nach Abtrennung der Embryonen mit dünnen, sterilisirten Glascapillaren durchstochen und so mit Wachs zwischen zwei parallelen Glasstreifen in gleicher Höhe befestigt, dass sie die Oberfläche des Wassers in einer daruntergestellten Krystallisirschale gerade berührten. Das Licht wurde abgeschlossen. Angewendet 20 Endosperme. 21. April: Beginn des Versuchs. Temperatur 25° C.

4. Mai: In den unteren Theilen der Kotyledonen giebt es keine Stärke und sehr wenig Proteïnstoffe; in den mittleren und oberen ziemlich viel von beiden.

13. Mai: Im unteren Theile befinden sich ganz entleerte Zellen; im oberen ziemlich viel Proteïnstoffe und wenig Stärke. Die Kulturflüssigkeit enthält nur Spuren von Zucker und eine grosse Menge Asparagin.

Versuch 33. *Vicia Faba.* Temperatur 25° C. 24 Kotyledonen.
5. Juni: Beginn des Versuchs.

22. Juni: Im untersten Viertel der Kotyledonen finden sich hier und da geringe Reste von Stärkekörnern. In den anderen Theilen sind alle Stärkekörner mehr oder weniger stark corrodirt. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark.

Versuch 34. *Vicia Faba.* Temperatur 25° C. 20 Kotyledonen.
10. Juni: Beginn des Versuchs.

8. Juli: Die Stärke ist in den Zellen der unteren Kotyledonhälfte verschwunden. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 35. *Pisum sativum.* Temperatur 23 °C. 29. Januar: Beginn des Versuchs.

10. Februar: Die Proteïnstoffe sind stark vermindert, besonders in den unteren Kotyledonhälften; die Stärkemenge bleibt fast unverändert.

17. Februar: Die Stärke hat in den unteren Theilen der Kotyledonen abgenommen; die Proteïnstoffe sind fast überall verschwunden.

25. Februar: In den unteren Kotyledonenhälften giebt es keine, in den oberen nur noch sehr wenig Stärke. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark.

Versuch 36. *Pisum sativum.* Temperatur 25° C. 2. März: Beginn des Versuchs.

14. März: Keine Proteïnstoffe in unteren und mittleren Kotyledonentheilen; Stärkemenge fast unverändert.

26. März: Nirgends mehr Proteïnstoffe, in unteren und mittleren Theilen sehr wenig Stärke, ziemlich viel in den oberen.

1. April: keine Stärke in den unteren, sehr wenig in den mittleren und viel in den oberen Theilen. Fehling'sche Lösung ziemlich stark reducirt.

Versuch 37. *Phaseolus multiflorus.* Es wurden an den Kotyledonen kleine Stücke von Achsenorganen gelassen, deren gesammte Länge circa 0,5 cm betrug. Diese Achsentheile nebst der Kotyledonenbasis wurden eingegypst, während die übrigen Kotyledonen-

theile frei blieben. Temperatur 25° C. 2. December: Beginn des Versuchs.

27. December: Die Stärkekörner sind in allen Kotyledonentheilen, ausser in den oberen, ziemlich stark corrodirt.

12. Januar: Nur in den oberen Theilen enthalten die Zellen noch eine bedeutende Menge von Stärke; die Zellen sind lebend und lassen sich plasmolysiren. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark.

Versuch 38. *Phaseolus multiflorus.* Kotyledonen nebst Achsenorganen, wie bei 37. Temperatur 27° C. 11. Februar: Beginn des Versuchs.

26. Februar: In allen Zellen sind die Stärkekörner stark corrodirt; an der Peripherie der Kotyledonen befinden sich viele entleerte Zellen.

4. März: Die Kotyledonen sind fast entleert, nur in ihren oberen Theilen sind hier und da kleine Zellengruppen, die noch viel Stärke enthalten. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 39. *Phaseolus multiflorus.* Wie Versuch 37. Temperatur 25° C. 10. Mai: Beginn des Versuchs.

12. Juni: Die Zellen sind mit Ausnahme von kleinen Gruppen in oberen Theilen der Kotyledonen ganz leer, lebend und lassen sich plasmolysiren. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Gegen die angeführten Versuche mit Kotyledonen von *Phaseolus multiflorus* könnte man einwenden, dass sie keine wirklich selbstthätige Entleerung vorstellen, weil die Achsenorgane an den Kotyledonen blieben; nach den Untersuchungen von Grüss[1]) aber enthalten diese den Kotyledonen anliegenden Theile der Achsenorgane sowie die Kotyledonenbasis ziemlich viel Diastase. Um diese Frage möglichst aufzuklären, wurde noch folgender Versuch gemacht.

Versuch 40. *Vicia Faba.* Es wurden zu diesem Zweck die Kotyledonen von *Vicia Faba* erwählt, weil sie keine Korkschicht unter den Versuchsbedingungen bilden. 20 Kotyledonen wurden paarweise an die Gypssäulchen angebracht und andere 20 nebst Achsenorganen, deren gesammte Länge 0,5 cm betrug, so einge-

---

1) Pringsheim's Jahrb., Bd. XXVI, 1894, p. 426.

gypst, dass ihre mittleren und oberen Theile freiblieben. Beide Kulturen wurden dunkel bei 25° C. gehalten. 20. Mai: Beginn des Versuchs.

20. Juni: In beiden Kulturen ist die Stärke auf $^2/_3$ der Länge der Kotyledonen verschwunden und zwischen beiden Kulturen lässt sich kein Unterschied in der Entleerung bemerken. Beide Kulturflüssigkeiten reduciren Fehling'sche Lösung stark.

Die selbstthätige Entleerung der Kotyledonen unterscheidet sich gar nicht von ihrer Entleerung bei der Keimung. Wie dort, so bilden sich auch hier die Gefässbündel, obgleich sie sich nicht so vollkommen entwickeln und denen von etiolirten Keimlingen sehr ähnlich sind. Die Zellen der entleerten Kotyledonen lassen sich plasmolysiren und zeigen dadurch, dass sie lebend sind. Was aber die Dauer der selbstthätigen Entleerung betrifft, so ist dieselbe nur ein wenig länger als bei der normalen Keimung.

Es wurden auch Versuche mit wachsenden Kotyledonen von *Cucurbita Pepo* und *Helianthus annuus* angestellt, aber diese beiden Objecte gaben keine befriedigenden Resultate, wahrscheinlich deshalb, weil sie kurz nach dem Beginn des Versuchs zufolge ihres Wachsthums nicht mehr dicht an den Gypssäulchen anlagen. Dessen ungeachtet zeigten sie dabei eine bedeutende Verminderung von Reservestoffen, aber niemals konnte ich Auflösungsproducte in der Kulturflüssigkeit nachweisen.

Versuche mit Zwiebeln.

Für diese Versuche wurden entweder einzelne Zwiebelschuppen, die mit ihren unteren abgeschnittenen Rändern eingegypst wurden, oder kleine ganze Zwiebeln gebraucht. Im letzteren Falle wurden die äusseren Zwiebelschuppen entfernt, der Zwiebelkuchen nebst den Achsenorganen ausgeschnitten und statt desselben Gyps eingegossen.

Versuch 41. *Hyacinthus orientalis*. Ganze Zwiebeln. Temperatur 25° C. 25. Januar: Beginn des Versuchs.

21. Februar: Die Menge der Stärkekörner und deren Grösse hat bedeutend abgenommen. Die Gypssäulchen mit den Zwiebeln werden in neues Wasser gebracht. Fehling'sche Lösung wird reducirt.

3. März: Es findet sich Stärke nur in den drei äusseren Schuppen, dagegen keine in den drei inneren. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 42. *Hyacinthus orientalis.* Ganze Zwiebeln. Temperatur 25° C. 29. Januar: Beginn des Versuchs.

27. Eebruar: Die Anzahl der Stärkekörner und deren Grösse hat in den äusseren Zwiebelschuppen bedeutend abgenommen. Mehrere inneren Schuppen enthalten fast keine Stärke. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark. Das Wasser wird gewechselt.

6. März: Die inneren Zwiebelschuppen enthalten keine Stärke. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark.

Versuch 43. *Hyacinthus orientalis.* Einzelne Zwiebelschuppen. Temperatur 27° C. 11. Februar: Beginn des Versuchs.

8. März: In den oberen Theilen der Zwiebelschuppen ziemlich viel Stärke, in den unteren sehr wenig.

15. März: Fast nirgends mehr Stärke nachweisbar. Fehling'sche Lösung stark reducirt.

Versuch 44. *Lachenalia Nelsoni.* Ganze Zwiebeln. Temperatur 25° C. 20. Januar: Beginn des Versuchs.

12. Februar: Die Menge der Stärke hat bedeutend abgenommen.

24. Februar: Fast alle Stärke in den inneren Zwiebelschuppen ist verschwunden; in den äusseren findet sich noch ziemlich viel. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 45. *Oxalis tetraphylla.* Kleine ganze Zwiebeln. Temperatur 25° C. 16. April: Beginn des Versuchs.

27. April: Es sind keine Veränderungen bemerkbar.

18. Mai: Die inneren Zwiebelschuppen enthalten fast keine Stärke, die äusseren sehr wenig. Fehling'sche Lösung sehr schwach reducirt.

Versuch 46. *Allium Cepa.* Vorläufige Untersuchungen mikroskopischer Schnitte durch die Zwiebelschuppen mit Fehling'scher Lösung erwiesen eine grosse Menge von Glukose: in den Zellen erschien ein starker rother Kupferoxydulniederschlag. Einzelne

Zwiebelschuppen. Temperatur 25 °C. 19. December: Beginn des Versuchs.

7. Januar: Nur in einigen Zellen besonders des oberen Schuppentheiles giebt Fehling'sche Lösung einen ziemlich bedeutenden Kupferoxydulniederschlag, während in den Zellen der unteren Hälfte nur hier und da kleine Kupferoxydulpartikelchen erscheinen.

Versuch 47. *Allium Cepa.* Kleine ganze Zwiebeln. Temperatur 23 °C. 30. December: Beginn des Versuchs.

18. Januar: Die Menge der Glukose hat bedeutend abgenommen, besonders in den inneren Zwiebelschuppen.

25. Januar: Die Glukose findet sich in ziemlich grosser Menge nur in den äussersten Zwiebelschuppen, in den inneren erscheint kein bedeutenderer Kupferoxydulniederschlag. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 48. *Allium Cepa.* Kleine ganze Zwiebeln. Temperatur 27 °C. 3. Januar: Beginn des Versuchs.

28. Januar: Fehling'sche Lösung giebt einen unbedeutenden Niederschlag in den Zellen der inneren Zwiebelschuppen und einen viel grösseren in den äusseren. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark.

Versuche mit Wurzeln.

Als Versuchsobjecte dienten Wurzeln von *Ranunculus asiaticus*, *Beta vulgaris* sowie Wurzelknollen von *Dahlia variabilis*. Bei *Ranunculus* wurden die Gypssäulchen an einen an der Grenze zwischen Wurzel und Stengel durchgeführten Schnitt angesetzt, während bei *Beta vulgaris* aus der vorher durch einstündiges Verweilen in 3 proc. Kupfervitriollösung sterilisirten Wurzel aus den inneren Theilen kleine Cylinder von 1½—2 cm Länge und 0,5—1 cm Breite geschnitten wurden. Dieselben wurden dann mehrere Minuten in Formaldehydlösung eingetaucht, mit sterilisirtem Wasser abgespült und an die Gypssäulchen angegossen.

Versuch 49. *Ranunculus asiaticus.* Temperatur 25 °C. 16. April: Beginn des Versuchs.

17. Mai: Die Stärke ist verschwunden; Zellwände sind dünner und haben wellenförmige und verschwimmende Contoure. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung.

Versuch 50. *Ranunculus asiaticus.* Temperatur 25° C. 15. Mai: Beginn des Versuchs.

29. Mai: Die Stärke hat bedeutend abgenommen und die Schärfe der Contoure der Zellwände verschwindet. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung. Die Gypssäulchen mit den Wurzeln wurden in neues Wasser gebracht.

12. Juni: Die Stärke ist ganz verschwunden. Die Zellwände sind sehr dünn und undeutlich contourirt. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung.

Bei diesen Versuchen lagen die Wurzeln mit dem an der Grenze zwischen Wurzel und Stengel geführten Schnitte dem Gyps an, so dass die Auflösungsproducte im Wurzelgewebe in derselben Richtung wie bei der normalen Sprossentwickelung wanderten, bei dem nachstehenden Versuche wurden die Wurzeln in umgekehrter Lage an den Gypscylindern befestigt.

Versuch 51. *Ranunculus asiaticus.* Temperatur 25° C. 16. April: Beginn des Versuchs.

27. Mai: In den Zellen findet sich keine Stärke mehr; die Contoure der Zellwände sind undeutlich und zerfliessend. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung.

Versuch 52. *Beta vulgaris*, gelbe Zuckerrübe. Temperatur 25° C. 4. März: Beginn des Versuchs.

13. März: Die mikrochemische Reaction auf Rohrzucker in den Wurzelzellen ist sehr bedeutend; die Kulturflüssigkeit reducirt nach dem Einengen (bei streng neutraler Reaction) Fehling'sche Lösung sehr wenig.

Versuch 53. *Beta vulgaris*, gelbe Zuckerrübe. Temperatur 15—19° C. 14. März: Beginn des Versuchs.

10. April: Die Wurzelzellen zeigen sehr unbedeutende Rohrzuckerreaction. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark.

Versuch 54. *Beta vulgaris*, Futterrübe. 20. März: Beginn des Versuchs.

22. April: Die Wurzelzellen zeigen sehr schwache Rohrzuckerreaction, dagegen ergiebt die Kulturflüssigkeit mit Fehling'scher Lösung 0,8755 g CuO vor und 0,8985 g nach der Inversion.

Die zu den Versuchen bestimmten kleinen Wurzelknollen von *Dahlia variabilis* wurden auf eine Stunde in 3proc. Kupfervitriollösung eingelegt, dann auf mehrere Minuten in Formaldehydlösung übertragen, sorgfältig mit sterilisirtem Wasser gespült und darauf die grösseren Knollen in Scheiben von ca. 1 cm Dicke geschnitten und dieselben mit ihrer der Knollenbasis zugekehrten Oberfläche an breite, niedrige Gypssäulen angesetzt. Der Entleerungsvorgang wurde durch Vergleich der Menge von Sphärokrystallen des Inulins in dickeren mikroskopischen Schnitten der sich entleerenden Knolle mit dem acht Tage in Alkohol aufbewahrten Controlobjecte bestimmt[1]). Natürlich lässt sich auf solche Weise kein genau quantitativer Unterschied des Inulingehaltes zwischen beiden Präparaten feststellen, aber jedenfalls reichte die Methode hin, um eine bedeutende Verminderung von Sphärokrystallen zu constatiren.

Versuch 55. *Dahlia variabilis.* Temperatur 25° C. 20. Januar: Beginn des Versuchs.

10. Februar: Sehr wenige Sphärokrystalle des Inulins. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung unbedeutend.

Versuch 56. *Dahlia variabilis.* Temperatur 15—19° C. 27. Januar: Beginn des Versuchs.

21. Februar: Fast keine Veränderungen in der Menge von Sphärokrystallen.

19. März: Die Sphärokrystalle haben wenig abgenommen. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung sehr schwach.

Versuch 57. *Dahlia variabilis.* Temperatur 25° C. 22. Februar: Beginn des Versuchs.

19. März: Sphärokrystalle des Inulins finden sich in kleiner Menge; in den unteren Knollentheilen fast gar nicht. Fehling'sche Lösung ziemlich stark reducirt.

Versuch 58. *Dahlia variabilis.* Temperatur 25° C. 15. Januar: Beginn des Versuchs.

13. März: Die Menge der Sphärokrystalle hat ziemlich stark abgenommen und mehrere Zellschichten, die dem Gyps anliegen, enthalten gar kein Inulin mehr. Starke Zuckerreaction in der Kulturflüssigkeit.

---

1) Da sich bei *Dahlia variabilis* neben den Sphärokrystallen des Inulins noch ebensolche von Calciumphosphat finden, fügte ich zwecks Auflösung der letzteren verdünnte Salpetersäure hinzu.

Versuche mit Rhizomen.

Rhizomstücke oder kleine ganze Rhizome werden auf die Gypssäulchen mit einem frischen Schnitte an ihrem vorderen, d. h. dem Sprosse zugekehrten Ende, angesetzt. Als Objecte dienten Rhizome von *Curcuma Amada*, *Iris germanica* und *Rudbeckia digitata*.

Versuch 59. *Curcuma Amada*. Temperatur 26—27° C. 25. Januar: Beginn des Versuchs.

10. Februar: In den untersten, dem Gyps anliegenden Zellschichten giebt es fast keine Stärke mehr, in den anderen Theilen bleibt die ganze Stärkemenge unverändert. Der Unterschied im Stärkegehalt zwischen diesen beiden Rhizomtheilen ist nach der Jodwirkung sogar mit unbewaffnetem Auge deutlich sichtbar. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung.

Versuch 60. *Curcuma Amada*. Temperatur 26—27° C. 16. Februar: Beginn des Versuchs.

19. März: Keine Stärke in den dem Gyps anliegenden Zellschichten, in den anderen Theilen sehr wenig. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 61. *Curcuma Amada*. Temperatur 15—19° C. 16. Februar: Beginn des Versuchs.

19. März: In den unteren Zellschichten ist die Stärke ganz verschwunden, in den oberen nur um die Gefässbündel herum erhalten. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark.

Versuch 62. *Iris germanica*. Temperatur 25—26° C. 22. Februar: Beginn des Versuchs.

19. März: In den unteren, dem Gyps anliegenden Rhizomtheilen ist auf eine Länge von 1,5—2,5 mm die Stärke ganz verschwunden, in den anderen Theilen färben sich die Stärkekörner mit Jod wenig intensiv. Man kann die Grenze zwischen beiden Theilen nach der Einwirkung des Jods mit unbewaffnetem Auge ganz deutlich wahrnehmen. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung.

Versuch 63. *Iris germanica*. Temperatur 25° C. 31. März: Beginn des Versuchs.

8. April: Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung sehr wenig. Die Gypssäulchen mit den Rhizomen werden in neues Wasser gebracht.

21. April: In den unteren Zellschichten ist viel Stärke verschwunden; in den anderen Theilen noch eine bedeutende Menge erhalten. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung schwach.

Die Rhizome von *Rudbeckia digitata* enthalten als Reservestoffe Stärke und Inulin in gleichen Mengen. Wenn man Stücke des Rhizoms 7—8 Tage in absoluten Alkohol legt, so kann man an den Zellwänden Sphärokrystalle des Inulins und neben denselben sehr kleine Stärkekörner beobachten, die nur nach dem Zusatz der Jodtinctur ganz gut sichtbar sind.

Versuch 64. *Rudbeckia digitata.* Temperatur 26—27° C.
4. März: Beginn des Versuchs.

12. März: Nur sehr wenig Stärke ist verschwunden, das Inulin jedoch fast vollständig.

19. März: Die Stärkemenge bleibt fast unverändert erhalten; dagegen ist Inulin nicht mehr vorhanden. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung sehr wenig.

Versuch 65. *Rudbeckia digitata.* Temperatur 26° C. 31. März: Beginn des Versuchs.

8. April: Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung sehr wenig; die Gypssäulchen mit den Rhizomen werden in neues Wasser gebracht.

21. April: Das Inulin ist verschwunden; eine kleine Menge von Stärke erhalten. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung.

Versuche mit Zweigen.

Baranetzky[1]), Russow[2]) und A. Fischer[3]) haben durch ihre Untersuchungen gezeigt, dass die Stärke in den Zweigen der Linde im Winter ganz aufgelöst und durch Fett ersetzt wird; im

1) Arbeiten der VIII. Versammlung d. russ. Naturforscher.
2) Sitzungsber. d. Dorpater Naturf.-Gesellschaft, VI, p. 386.
3) Pringsheim's Jahrb., Bd. XXII (1891), p. 73.

Frühjahr erscheint dieselbe wieder. Nach Fischer enthält das Mark ausserdem noch eine grosse Menge von Glukose. „Bei den Fettbäumen," sagt Fischer, „erscheint die Stärke[1]) überall dort wieder, wo sie im November verschwunden ist. Die Regeneration beginnt hier in der Rinde und an der Markgrenze gleichzeitig, von letzterer aus rückt sie dann centrifugal gegen das Cambium vorwärts." [2]) Die Lindenäste stellen also ein günstiges Object vor, um zu untersuchen, ob die Regeneration der Stärke und ihre darauf folgende Umwandelung in Glukose, wie sich das bei normalen Verhältnissen im späteren Frühjahr vollzieht, auch unter unseren Versuchsbedingungen stattfinden kann. Grössere Stücke von centimeterdicken Aesten wurden wie gewöhnlich in Formaldehyd sterilisirt und davon 1,5 cm lange Stückchen an die Gypssäulchen angegossen.

Versuch 66. *Tilia parvifolia.* Vorläufige Untersuchung der Lindenäste zeigte, dass die lebenden Holzelemente und die Rinde viele Fetttropfen, die sich mit Alcanna roth färben, enthalten. Die Kulturen stehen bei 25° C. im Dunkeln. 2. März: Beginn des Versuchs.

15. März: In den untersten (d. h. dem Gyps nächstliegenden) Zellschichten ist kein Fett mehr vorhanden, nur hier und da in den Markstrahlzellen befinden sich noch sehr kleine Fetttropfen, 2—3 mm höher ist eine viel grössere Menge von Fett nachweisbar, obgleich auch hier nach dem Vergleich der Versuchsobjecte mit den in Alkohol gelegten Controlobjecten[3]) eine Verminderung des Fettes zu constatiren war. Die Kulturflüssigkeit wurde nach dem Eindampfen und der Entfernung des Gypses in zwei Portionen getheilt. In der einen liess sich eine kleine Menge von Zucker mittelst Fehling'scher Lösung nachweisen. Die andere wurde bis zum Trocknen eingedunstet, dann mit Schwefelsäure (5 %) ein wenig erwärmt und nach dem Erkalten mit Aether ausgezogen. Der Aetherauszug wurde mit Wasser gewaschen und über Schwefelsäure eingedunstet, wobei kleine Tropfen, welche sich mit Alcanna roth färbten, zurückblieben.

---

1) Im Frühjahr.

2) l. c., p. 101.

3) Das Lindenfett ist, nach Fischer, in Alkohol unlöslich.

Versuch 67. *Tilia parvifolia.* Temperatur 22° C. 4. März: Beginn des Versuchs.

18. März: Man kann das Abnehmen der Fettmenge ganz klar beobachten; in der ca. 2—3 mm dicken, dem Gyps anliegenden Zellschicht ist kein Fett und keine Stärke mehr vorhanden. Die Kulturflüssigkeit enthielt ein wenig Zucker; nach Auslaugen mit Aether blieben beim Abdunsten des letzteren kleine, sich mit Alcanna färbende Tropfen zurück.

Diese beide Versuche mit Lindenästen zeigen, dass die Stärkeregeneration wie sie im Frühjahr stattfindet, sich in den Versuchsbedingungen nicht vollzieht und dass ein Theil des Fettes unmittelbar in Glukose verwandelt wird, während der andere entweder unverändert, oder in Form von Fettsäuren übertritt. Das Fettsäuren allein oder mit Fett gemischt die Zellwände passiren können, zeigte Schmidt[1]), der kleine mit Fett durchtränkte Streifen von Fliesspapier in Einschnitte in den Stengeln von verschiedenen Pflanzen einschob und dann nach mehreren Tagen die Anhäufung der Fetttropfen innerhalb der Zellen, die dem Schnitte anlagen, beobachtete. Es scheint aber, dass der Uebergang des Fettes in die Kulturflüssigkeit nur ein Nebenprocess ist. Der Hauptprocess besteht in einer Verwandlung des Fettes in Glukose, welch' letztere in's Wasser übertritt. Dass aber bei der normalen Entleerung der Lindenäste im Frühjahr anfangs die Stärke und dann die Glukose erscheint, kann man leicht erklären, wenn man darauf aufmerksam macht, dass die Stärkeregeneration dem Knospenaustrieb vorangeht, d. h. zu jener Zeit, wo noch kein Verbrauch von Reservestoffen und folglich auch keine Ableitung der dabei entstandenen Glukose stattfindet. In den angeführten Versuchen konnten dagegen die entstandenen Auflösungsproducte sofort abgeleitet werden, und daher wurde keine Stärkeregeneration beobachtet.

III. Bedingungen, unter denen die selbstthätige Entleerung der Reservestoffbehälter stattfindet.

Die in beiden vorstehenden Capiteln angeführten Versuche zeigen, dass die Erscheinung der selbstthätigen Entleerung nicht

1) Flora 1891, p. 300.

nur für Endosperme und Kotyledonen, sondern auch für alle anderen Reservestoffbehälter beobachtet werden kann. In seinem Gange unterscheidet sich dieser Process nicht von der gewöhnlichen Entleerung, die bei der Keimung stattfindet, und man kann daher erwarten, dass er ebenso wie der Keimungsprocess von verschiedenen Factoren beeinflusst wird.

Mit steigender Temperatur vollzieht sich die selbstthätige Entleerung verschiedener Reservestoffbehälter schneller, obgleich dieses mehr vom Verlust der Reservestoffe durch Athmung, als von der schnelleren Ableitung derselben abhängt. Wenn wir darauf aufmerksam machen, dass bei Steigerung der Temperatur von 15—25° C. sich die Athmungsenergie mehr als zweimal[1]) vergrössert, so können wir eine schnellere Entleerung der Reservestoffbehälter durch stärkeren Verbrauch der Reservestoffe erklären. Die Berechtigung dieser Annahme ergiebt sich aus folgenden Versuchen:

Versuch 68. *Zea Mays*, Cinquantino. 20 Endosperme. Temperatur 25° C. Der Versuch dauerte vom 2. Juli bis 17. Juli. Nach dieser Zeit enthielt eine im inneren Theile liegende Zellengruppe noch eine ziemlich grosse Stärkemenge.

Gewicht der 20 frischen Endosperme	1,823 g
Gewicht der 20 entleerten Endosperme	0,548 g
Verlust an Gewicht	1,275 g

Mit der Fehling'schen Lösung ergab die Kulturflüssigkeit 1,324 g CuO[2]).

Versuch 69. *Zea Mays*, Cinquantino. 20 Endosperme. Temperatur 15—17° C. Der Versuch dauerte vom 2. Juli bis 17. Juli. Nach dieser Zeit enthielten die inneren Endospermzellen ziemlich viel Stärke.

Gewicht der 20 frischen Endosperme	1,823 g
Gewicht der 20 entleerten Endosperme	0,749 g
Verlust an Gewicht	1,074 g

Mit Fehling'scher Lösung ergab die Kulturflüssigkeit 1,282 g CuO[2]).

Die Differenz in den Zuckermengen, die aus den Endospermen übertraten, ist in beiden Versuchen nur 0,042 g CuO bei einer

1) Mayer (Landw. Versuchsstationen, Bd. 19, 1876, p. 340) und andere Autoren.
2) Nach Inversion.

Temperaturdifferenz von ca. 8—10° C., während die Differenz zwischen den beiden Totalgewichtsverlusten 0,201 g beträgt. Es ist klar, dass die weitgehendere Entleerung im ersten Versuche mehr durch den bedeutenderen Verbrauch der Reservestoffe bei der Athmung, als durch die schnellere Ableitung bedingt wurde.

Allerdings darf man auch nicht verkennen, dass die Temperatur unmittelbar auf die selbstthätige Entleerung einwirken kann, indem sie die Auflösung der Reservestoffe und den Uebergang der dabei entstandenen Producte befördert. Wie bekannt, geht die Stärkehydrolyse durch Diastasewirkung bei höherer Temperatur weit schneller vor sich. Was aber die Beschleunigung des osmotischen Stroms durch die Temperatur betrifft, so ist ihre Rolle in diesem Falle nicht so bedeutend wie die des ersteren Factors. Nach Pfeffer[1]) bewirkt die Temperatursteigerung von 17,6° auf 32,5° C. für 5 % Zuckerlösung die Druckerhöhung von 9,4 auf 13,3 mm. Ebenso fand Krabbe[2]), dass mit der Temperatur sich die Diosmose des Wassers in den lebenden Zellen vergrössert.

In Bezug auf die Wirkung des Lichtes auf die selbstthätige Entleerung, lassen sich die Objecte, welche kein Chlorophyll bilden, von den chlorophyllhaltigen unterscheiden. Das Licht wirkt, wie es scheint, fast gar nicht auf die Entleerung der ersteren Objecte. Die Endosperme von Mais, die am Licht standen, entleerten sich bei derselben Temperatur ebenso schnell wie die im Dunkelzimmer. Bei den Objecten der zweiten Gruppe bewirkt das Licht die Chlorophyllbildung, welcher die Assimilation folgt, und den hierher gehörigen Erscheinungen ist das letzte Capitel gewidmet.

Eine äussere Bedingung für die vollkommene selbstthätige Entleerung der Reservestoffbehälter ist eine genügend grosse Wassermenge, in welche die bei der Auflösung der Reservestoffe entstandenen Producte übertreten können. Wie schon Hansteen zeigte, sistirt der Entleerungsprocess bei der Ableitung in eine kleine Wassermenge schon nach kurzer Zeit wegen der Anreicherung des Kulturwassers mit Auflösungsproducten, und er erklärt diese Thatsache durch das Massenwirkungsgesetz von Berthollet. Wie seine Versuche zeigten, steht die Entleerung der Endosperme von Mais still, wenn statt des Wassers eine 1 proc. Lösung von gleicher Menge Rohrzucker und Dextrose gebraucht wurde.

1) Osmotische Untersuchungen, p. 86.

2) Pringsheim's Jahrb. Bd. XXIX, 1896, p. 441.

Folgende von mir ausgeführte Versuche bestätigen die von Hansteen beobachtete Erscheinung nicht nur bei *Zea Mays,* sondern auch bei anderen Objecten, obgleich die Lösungen, welche noch eine merkliche Wirkung ausüben, concentrirtere sind als in Hansteen's Versuchen, wie das aus den unten angeführten Angaben hervorgeht.

Versuch 70. *Zea Mays,* Cinquantino. Je vier Endosperme wurden mit ihren Gypssäulchen in folgende Flüssigkeiten gestellt: a) 50 ccm Wasser, b) 50 ccm 2 proc. Rohrzuckerlösung und c) 50 ccm 2 proc. Glycerinlösung. Nach 14 Tagen wurden die Endosperme, die im Wasser standen, weicher Consistenz und halb durchsichtig; alle Stärkekörner zeigen sich stark corrodirt, viele Zellen an der Peripherie der Endosperme sind ganz entleert; die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung sehr stark. Die Endosperme, welche in Glycerinlösung standen, zeigen viele corrodirte Stärkekörner, hier und da an der Peripherie auch leere Zellen; im Ganzen aber ist die Entleerung nicht so weit vorgeschritten als bei den Endospermen im Wasser. Bei den Endospermen, die in Rohrzuckerlösung standen, sind alle Stärkekörner stark corrodirt, an der Peripherie befinden sich hier und da ganz entleerte Zellen; die Endosperme zeigen einen zwischen a und c liegenden Entleerungszustand.

Versuch 71. *Zea Mays,* Cinquantino (1895). Die Gypssäulchen mit den Endospermen sind zu je sechs in folgende Flüssigkeiten gestellt: a) 75 ccm Wasser, b) 10 ccm Wasser, c) 75 ccm 1 proc. Rohrzuckerlösung, d) 75 ccm 2 proc. Rohrzuckerlösung. Die Versuchsdauer war 20 Tage.

a) Alle an der Peripherie liegenden Zellen sind ganz entleert, die Endosperme sind weicher Consistenz und halb durchsichtig.
b) Ueberall zeigen sich die Stärkekörner corrodirt, aber keine entleerten Zellen; die Endosperme haben harte Consistenz und glänzende Oberfläche.
c) Wie bei b, aber einige Zellen bei dem Scutellum sind entleert; die Endosperme sind ein wenig weicher Consistenz.
d) Corrodirte Stärkekörner befinden sich in allen Theilen der Endosperme, aber ihre Corrosion ist weit geringer als bei c; die Endosperme sind hart und haben glänzende Oberfläche.

Versuch 72. *Zea Mays*, Cinquantino. Die Endosperme sind an Wachssäulchen angeklebt und stehen durch ihre Scutellumseiten in unmittelbarer Berührung mit: a) 100 ccm Wasser, b) 100 ccm 1proc. Rohrzuckerlösung, c) 100 ccm 2proc. Rohrzuckerlösung, d) 100 ccm 3proc. Rohrzuckerlösung, e) 100 ccm 1proc. Dextroselösung, f) 100 ccm 2proc. Dextroselösung, g) 100 ccm 1proc. Glycerinlösung, h) 100 ccm 2proc. Glycerinlösung, i) 100 ccm 2proc. Chlornatriumlösung. Versuchsdauer 11 Tage.

a) Ueberall sind Stärkekörner corrodirt; an der Peripherie sind viele Zellen ganz entleert.
b) Wie bei a.
c) Wie bei a und b, aber keine entleerten Zellen.
d) Die Entleerung ist weniger vorgeschritten, als bei c.
e) Wie bei a.
f) Bei der Mehrzahl von Endospermen sind sehr wenige Stärkekörner corrodirt, aber es finden sich auch Endosperme, die hier und da an ihrer Peripherie fast entleerte Zellen haben.
g) Wie bei a.
h) Corrodirte Stärkekörner in allen Theilen der Endosperme.
i) Die Endosperme sind hart und glänzend, nur beim Scutellum giebt es sehr wenig corrodirte Stärkekörner.

Versuch 73. *Triticum sativum*. Gypssäulchen mit den Endospermen wurden in folgende Flüssigkeiten gestellt: a) 125 ccm Wasser, b) 10 ccm Wasser, c) 125 ccm 1proc. Rohrzuckerlösung, d) 125 ccm 2proc. Rohrzuckerlösung, e) 125 ccm 3proc. Rohrzuckerlösung, f) 125 ccm 1proc. Dextroselösung, g) 125 ccm 2proc. Dextroselösung. Versuchsdauer 25 Tage.

a) Nur die Zellen der inneren Theile enthalten viel Stärke, in den anderen Theilen sind ganz entleerte Zellen; die Endosperme sind weich und halb durchsichtig.
b) Ueberall sind stark corrodirte Stärkekörner, aber keine leeren Zellen.
c) Wie bei a.
d) An der Peripherie der Endosperme sind viele Zellen entleert, die Endosperme sind weich und halb durchsichtig.
e) Stark corrodirte Stärkekörner überall, hier und da an der Peripherie leere Zellen.
f) Wie bei d.

g) Ueberall sind stark corrodirte Stärkekörner, aber keine leere Zellen; die Endosperme sind theilweise weicher Consistenz.

Versuch 74. *Lupinus albus.* Die Gypssäulchen mit den Kotyledonen sind in folgende Flüssigkeiten gestellt: a) 150 ccm Wasser, b) 10 ccm Wasser, c) 150 ccm 1proc. Asparaginlösung, d) 150 ccm 2proc. Asparaginlösung, e) 150 ccm 3proc. Asparaginlösung. Versuchsdauer 30 Tage.

a) Die Proteïnstoffe haben stark abgenommen, in den unteren Theilen der Kotyledonen sind keine Proteïnstoffe mehr, die Stärke findet sich in geringer Menge nur in den obersten Theilen der Kotyledonen.
b) Die Proteïnstoffe sind fast nicht vermindert, überall viel Stärke.
c) Wie bei a.
d) Die Menge der Proteïnstoffe ist auf die Hälfte verringert, Stärke findet sich in den mittleren und oberen Theilen der Kotyledonen.
e) Die Proteïnstoffe haben sehr wenig abgenommen, überall ist eine grosse Menge von Stärke.

Aus diesen Versuchen folgt, dass die Entleerung in kleiner Wassermenge nur beginnt, aber kurz darauf sistirt, sobald die Menge der Auflösungsproducte in der Kulturflüssigkeit eine bestimmte Grenze erreicht hat. Ebenso wirkt die Anwesenheit von Substanzen in der Kulturflüssigkeit, welche zu den Auflösungsproducten nicht gehören, hemmend auf den Entleerungsprocess, und diese Wirkung vergrössert sich mit der Concentration der Lösungen. Die angeführten Concentrationen der Lösungen bringen aber die Entleerung nicht zum Stillstand. Ausserdem lässt sich die Wirkung verschiedener Lösungen in den oben beschriebenen Versuchen nicht vergleichen, weil diese Lösungen nicht isotonisch sind. Um die Concentrationen verschiedener Lösungen zu ermitteln, die nach ihrer Wirkung untereinander gleich sind, veranstaltete ich folgende Versuche:

Versuch 75. *Zea Mays,* Cinquantino. Die Gypssäulchen mit den Endospermen sind in folgende Lösungen gestellt[1]: a) Wasser,

1) Jede Kultur enthielt 10 Endosperme.

b) KNO_3 0,58%, c) KNO_3 0,78%, d) KNO_3 0,97%, e) 3% Rohrzucker, f) 4% Rohrzucker, g) 5% Rohrzucker, h) 1,52% Dextrose, i) 2,10% Dextrose, k) 2,63% Dextrose, l) 0,43% KCl, m) 0,58% KCl, n) 0,72% KCl. Versuchsdauer 12 Tage.

Nach dieser Zeit sind in der Kultur a alle an der Peripherie der Endosperme liegenden Zellen ganz entleert; die Endosperme sind weicher Consistenz und halb durchsichtig. Im Grossen und Ganzen aber tritt die Wirkung der Menge von gelösten Substanzen auf die Entleerung ganz deutlich auf. Während einige Endosperme von den Kulturen e und h hier und da halb entleerte Zellen aufweisen, enthalten Endosperme von Kulturen b, f, i und l fast in allen ihren Theilen nur corrodirte Stärkekörner; dann in den Endospermen der Kulturen c, d, g, k, m, n finden sich nur wenige corrodirte Stärkekörner, deren Corrosion auch sehr unbedeutend ist.

Versuch 76. *Lupinus albus*. Gypssäulchen mit den Kotyledonen sind in folgende Lösungen gestellt: a) Wasser, b) 3% Asparagin, c) 5% Asparagin, d) 3% Rohrzucker, e) 5% Rohrzucker, f) 1,52% Dextrose, g) 2,63% Dextrose, h) 0,58% KNO_3, i) 0,97% KNO_3, k) 0,43% KCl, l) 0,72% KCl. Versuchsdauer war 26 Tage.

Im Ganzen ergab sich dasselbe Resultat wie in Versuch 75, d. h. mit der Concentration der Lösungen vergrösserte sich ihre hemmende Wirkung, aber in allen Zellen der Kotyledonen hatte der Entleerungsprocess schon begonnen, weil man überall Asparagin und Stärke innerhalb derselben nachweisen konnte.

Wenn die Endosperme von Mais unmittelbar mit Wasser oder durch Vermittelung von Gyps in Berührung stehen, so wird das Kulturwasser an Producten der Stärkeauflösung immer reicher, weshalb die Auflösung der Stärke mehr und mehr gehemmt, zuletzt ganz sistirt wird; in diesem Falle sollte die Concentration der Flüssigkeit der Concentration der Dextroselösung k im Versuche 75 gleich sein. Dass dieses wirklich stattfindet, zeigt der folgende Versuch:

Versuch 77. *Zea Mays*, Cinquantino. 50 Endosperme wurden an Wachssäulchen geklebt und in zwei Gruppen von je 25 Endosperme vertheilt. Die Endosperme der ersten Gruppe standen mit ihren Scutellumseiten mit 25 ccm, die der zweiten aber mit 250 ccm Wasser in Berührung. Der Versuch dauerte 18 Tage.

Nach dieser Zeit enthielten die Endosperme der zweiten Gruppe Stärke nur in ihren inneren Zellen, alle Zellen an der Peripherie waren ganz entleert; die Endosperme waren weich und halb durchsichtig. Bei den Endospermen der ersten Gruppe waren alle Stärkekörner stark corrodirt und nur bei einigen befanden sich halb entleerte Zellen an der Peripherie. 25 frische (d. h. vor dem Versuch) Endosperme wogen 2,352 g, 25 entleerte Endosperme aus der ersten Gruppe wogen 0,812 g, aus der zweiten Gruppe 0,430 g. Die Endosperme der ersten Gruppe verloren also in ihrem Gewicht 1,540 g, die der zweiten 1,922 g. Dann wurde in beiden Kulturflüssigkeiten der Zuckergehalt bestimmt. Für die erste Kultur ergab sich 0,622 g Dextrose, was 2,48% entspricht, und für die zweite 0,908 g Dextrose, d. h. ca. 0,36%. Der Entleerungsprocess dauerte also, bis im Kulturwasser 2,48% Dextrose angehäuft war, d. h. eine Menge, die dem Dextrosegehalt in der Lösung k des Versuchs 75 nahe steht.

Worin aber liegt die Ursache einer Hemmung oder sogar Sistirung des Entleerungsprocesses in den oben beschriebenen Versuchen? Es ist ganz richtig, dass die Anhäufung der Reactionsproducte den Verlauf der Reaction hemmt und nicht erlaubt, die letztere bis zu Ende zu führen, und dies gilt nicht nur für rein chemische Reactionen, sondern auch für solche, die durch Fermente bedingt werden. Wir haben Beispiele in der Hemmung verschiedener Gährungen durch die Anreicherung an Gährungsproducte in der gährenden Flüssigkeit. Ebenso zeigte Grüss[1]), dass die Stoffe, welche sich bei der Stärkeauflösung durch Diastase bilden, die Wirkung dieser letzeren stören oder sogar aufheben. Daraus folgt, dass Hansteen Recht hat, wenn er die Hemmung des Entleerungsprocesses bei den Endospermen von Mais ausschliesslich durch die Wirkung der in die Kulturflüssigkeit übergegangenen Auflösungsproducte erklärt. Tritt aber die Hemmung der Entleerung, wie oben angedeutet, auch in jenem Falle ein, wenn die Kulturflüssigkeit eine andere, sich nicht bei der Reservestoffauflösung bildende Substanz enthält? Cohnheim[2]) führt seine Versuche über die Wirkung des Ptyalins auf Stärke an, in denen die Stärkeumwandlung sistirt war, sobald das Gemisch einen bestimmten (zwischen 1,5% und 2,5%) Gehalt an Dextrin und Zucker erreicht hatte oder zum

1) Landw. Jahrb., Bd. 25, 1896, p. 398.

2) Archiv f. pathol. Anat. von Virchow, Bd. 28, 1863, p. 241.

Stärkekleister 3 % Zucker zugesetzt waren; dann aber bemerkt er: „andererseits aber kann in der Concentration der Mischung allein das Hinderniss auch nicht liegen, da ein ähnlicher Gehalt der Flüssigkeit an Chlornatrium oder sonst einem indifferenten Salze keineswegs hemmend einwirkt“.

Ebenso bestimmte Lintner[1]) Stärkemengen, die durch Diastase während einer Stunde umgewandelt wurden und fand, dass geringer Gehalt der Flüssigkeit an NaCl, KCl und $CaCl_2$ bis 0,5 % keinen Einfluss auf die Reactionsgeschwindigkeit ausübt und dass bei etwas grösseren Mengen sich die Reaction schneller vollzieht. Was aber die hierher bezüglichen Versuche von Jacobsohn[2]) anbetrifft, so sind dieselben, meiner Meinung nach, wenig beweiskräftig, da, wie das Jacobsohn selbst sagt, es keine Beweise giebt, dass eine Proportionalität zwischen der Reductionsfähigkeit der Diastase und ihrer Wirkung auf die Stärke besteht.

Alle oben angeführten Angaben über den Einfluss verschiedener Substanzen auf die Fermentwirkung sind für die Reaction in Flüssigkeiten geltend. Ganz andere Bedingungen aber gelten für den hemmenden Einfluss verschiedener Substanzen auf die Entleerung der Reservestoffbehälter, weil in diesem Falle die lebenden Diastase oder andere Fermente bildenden Zellen vorliegen. Denn ebenso wie die Stoffe, welche den Entleerungsprocess hemmen, müssen auch die Auflösungsproducte der Reservestoffe durch Zellwände und die äussere Protoplasmaschicht hindurch passiren. Aus den Versuchen 75 und 76 ist ersichtlich, dass die Lösungen, die gleich osmotisch wirksam sind, auch gleiche hemmende Wirkung auf den Entleerungsprocess ausüben. Wie scheint, spielt die beginnende Plasmolyse, die genügend concentrirte Lösungen verschiedener Substanzen bedingen, die Hauptrolle in der Hemmung der Entleerung. Dieser Plasmolyse zufolge verlangsamt sich das Austreten der Auflösungsproducte aus den Zellen, sie häufen sich mehr und mehr innerhalb der Zelle an bis sie auf die Entleerung selbst zu wirken anfangen. Die in der Kulturflüssigkeit gelösten Substanzen beeinflussen nicht die Reservestoffauflösung selbst, sondern verhindern nur mehr oder weniger den Austritt der dabei entstandenen Producte; da aber diese letzteren sich dadurch innerhalb der Zellen anhäufen, hemmen sie die Diastasewirkung. Als Beweis des oben Gesagten kann

1) Journal f. prakt. Chemie, Bd. 36, 1887, p. 487.
2) Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 16, 1892, p. 348.

folgende Angabe des Versuchs 76 dienen: in den Zellen der Kotyledonen von *Lupinus albus* fand sich trotz der Hemmung des Entleerungsprocesses eine grosse Menge von Asparagin. Diese Thatsache zeigt, dass die Anwesenheit verschiedener Stoffe im Kulturwasser auf den Beginn der Reservestoffauflösung keine Wirkung erweist, und dass diese nach einer Zeit still steht, nachdem in Folge des gehemmten Austritts der Reservestoffe grosse Mengen derselben innerhalb der Zellen angesammelt sind.

Ebenso wirken Sauerstoffmangel, sowie Aether- oder Chloroformdämpfe auf die Entleerung hemmend.

Versuch 78. *Zea Mays*, Cinquantino. Die auf den Gypssäulchen sitzenden Endosperme sind je mit einer ca. 2—3 mm dicken Gypsschicht bedeckt. Temperatur 25° C. 14. März: Beginn des Versuchs.

24. März: Hier und da finden sich sehr wenig corrodirte Stärkekörner, deren Menge nicht mehr als 1 % beträgt. Die Endosperme sind harter Consistenz und haben eine glänzende Oberfläche.

Dieser Versuch ist aber wenig beweiskräftig, denn obgleich die Endosperme zweifellos jedes Luftzutritts entbehrten, könnte doch ihre Entleerung dadurch gehemmt worden sein, dass sie durch die Berührung ihrer ganzen Oberfläche mit einem festen Körper gereizt waren. Deshalb wurden noch folgende Versuche unter anderen Bedingungen gemacht.

Versuch 79. *Zea Mays*, Cinquantino. Die Gypssäulchen mit den Endospermen waren ganz mit einer Wasserschicht überdeckt, deren Höhe in der einen Kultur 1 cm, in der anderen 2,5 cm betrug. Temperatur 25° C. 27. Februar: Beginn des Versuchs.

6. März: Man kann keine Veränderung in den Endospermen der ersten Kultur wahrnehmen, nur hier und da an dem Scutellum finden sich sehr wenig corrodirte Stärkekörner.

12. März: In den Zellen an der Scutellumseite der Endosperme von der ersten Kultur sind viele corrodirte Stärkekörner; in den anderen Theilen sind die Stärkekörner intakt; die Endosperme sind hart und haben glänzende Oberfläche. In den Endospermen der anderen Kultur befinden sich wenige schwach corrodirte Stärkekörner nur an der Scutellumseite.

Die Endosperme der letzteren Kultur wurden in neues Wasser gestellt und ragten über die Wasseroberfläche in die Luft. Nach fünf Tagen liess sich eine grosse Menge stark corrodirter Stärkekörner nachweisen, was als ein sicherer Beweis diente, dass die Endosperme während der ganzen Versuchsdauer lebend geblieben waren.

Versuch 80. *Zea Mays*, Cinquantino. Die Krystallisirschale mit den Endospermen stand unter einer Glocke, die, wie gewöhnlich, mit Sublimatlösung gesperrt wurde, nachdem die Luft durch reinen Wasserstoff ersetzt war[1]). Temperatur 25 ° C. 14. März: Beginn des Versuchs.

24. März: Hier und da finden sich sehr schwach corrodirte Stärkekörner, nicht mehr als 1 %; die Endosperme haben harte Consistenz und glänzende Oberfläche. Der Wasserstoff wird durch atmosphärische Luft ersetzt.

30. März: In allen ihren Theilen enthalten die Endosperme eine grosse Menge von stark corrodirten Stärkekörnern. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung ziemlich stark.

Versuch 81. *Zea Mays*, Cinquantino. Die Endosperme mit den Gypssäulchen sind, wie oben beschrieben, in die Wasserstoffatmosphäre eingebracht. Temperatur 25° C. 9. April: Beginn des Versuchs.

18. April: Die Endosperme sind hart, glänzend; es zeigen sich fast keine corrodirten Stärkekörner. Der Wasserstoff wird durch die Luft ersetzt.

23. April: In allen Theilen der Endosperme giebt es viel stark corrodirte Stärkekörner.

Versuch 82. *Lupinus albus*. Die Kotyledonen in der Wasserstoffatmosphäre. 21. April: Beginn des Versuchs.

10. Mai: Es giebt keine Veränderungen im Inhalte der Zellen; nur hier und da finden sich sehr kleine Stärkekörner. Der Wasserstoff wird durch Luft ersetzt.

24. Mai: In unteren Theilen der Kotyledonen sind keine Stärke und nur noch sehr wenig Proteïnstoffe nachweisbar; in den mittleren und oberen Theilen sind ziemlich grosse Mengen beider Substanzen vorhanden.

---

1) Der Wasserstoffstrom war vorher nacheinander mit Kaliumpermangat, Kupfersulfat und Wasser gewaschen.

Wie aus den angeführten Versuchen hervorgeht, findet die Auflösung der Reservestoffe ohne Zutritt freien Sauerstoffs nicht statt. Da aber die Auflösung von Stärke durch Diastase bei Sauerstoffmangel nicht aufhört[1]), so lässt sich diese Sistirung der Entleerung nur dadurch erklären, dass keine neuen Diastasemengen in den Endospermgeweben mehr gebildet werden. Mulder[2]) wies schon darauf hin, dass Eiweissstoffe nach einiger Zeit unter dem Einfluss des freien Sauerstoffs die Fähigkeit erhalten, Stärkekleister aufzulösen. Ebenso wies Baranetzky[3]) die Abhängigkeit der Diastasebildung von der Anwesenheit freien Sauerstoffs sehr deutlich nach. In dieser Hinsicht ist jene von ihm beobachtete Thatsache erwähnenswerth, dass bei der Keimung der Kartoffelknollen die Stärkeauflösung nicht nur unweit von dem sich entwickelnden Sprosse, sondern auch an der ganzen Peripherie der Knolle beginnt. Ebenso erscheinen bei der Keimung des Samen von *Aesculus Hippocastanum*, wenn die Kotyledonen sich mit ihren oberen Seiten noch fest miteinander berühren, corrodirte Stärkekörner nur an den unteren und nicht an den oberen Seiten der Kotyledonen. Wortmann[4]) fand, dass Bakterien keine Diastase bilden können, wenn ihnen nicht freier Sauerstoff dargeboten ist. Detmer[5]) erkennt die Anwesenheit von freiem Sauerstoff auch als eine für die Diastasebildung nothwendige Bedingung, und darauf weisen auch die oben beschriebenen Versuche mit Endospermen von Mais hin, bei denen die Stärkeauflösung an der Peripherie begann und sich dann erst auf die inneren Gewebe ausdehnte.

Wie oben bemerkt, hemmen Aether- und Chloroformdämpfe die selbstthätige Entleerung ziemlich stark. Um eine Vorstellung über die dazu nothwendige Menge von Aether zu haben, benutzte ich gesättigtes Aetherwasser, also eine ca. 10 proc. Lösung. Wenig Aether (1—2 ccm Aether auf 1,5 l Luft) bedingt keine Hemmung im Entleerungsprocess, dagegen nimmt dessen Schnelligkeit, wenn auch nur sehr wenig, zu. Ein grösserer Gehalt der Luft an Aether (5—7 ccm in 1,5 l Luft) hemmt die Entleerung sehr stark wie aus folgenden Versuchen ersichtlich ist.

---

1) Siehe Wortmann. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 6, 1892, p. 319.
2) Chemie des Bieres, p. 187.
3) Die stärkeumbildenden Fermente in den Pflanzen, 1878, p. 56—60.
4) l. c., p. 306.
5) Botan. Zeitung 1883, p. 601.

Versuch 83. *Zea Mays*, Cinquantino. Die Endosperme befinden sich in der Aetherdämpfe enthaltenden Luft. Temperatur 22° C. 9. April: Beginn des Versuchs.

23. April: Die Endosperme sind hart und haben glänzende Oberfläche; sehr wenige Stärkekörner sind schwach corrodirt. Die Endosperme werden nun in Luft ohne Aetherdämpfe gebracht.

29. April: Es zeigen sich überall sehr viele corrodierte Stärkekörner und an der Scutellumseite hier und da entleerte Zellen. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 84. *Zea Mays*, Cinquantino. Die Endosperme sind an Wachssäulchen geklebt und stehen mit ihren Scutellumseiten in unmittelbarer Berührung mit Wasser. Der Luft sind Chloroformdämpfe beigemischt. Temperatur 23° C. 28. Mai: Beginn des Versuchs.

6. Juni: Hier und da sind Stärkekörner sehr wenig corrodirt. Die Endosperme werden in Luft ohne Chloroformdämpfe gebracht.

12. Juni: In allen Theilen sind sehr viele corrodirte Stärkekörner und an der Scutellumseite auch ganz entleerte Zellen sichtbar.

Versuch 85. *Lupinus albus*. Die Kotyledonen auf Gypssäulchen in ätherhaltiger Luft. 4. Mai: Beginn des Versuchs.

18. Mai: In allen Theilen der Kotyledonen sind viel kleine Stärkekörnchen. Einige Kotyledonen wurden ein wenig schwarz. Die nicht geschädigten Kotyledonen wurden in reine Luft gebracht.

28. Mai: In unteren Theilen der Kotyledonen giebt es keine Stärke und sehr wenig Proteïnstoffe, in mittleren und oberen ziemlich viel von beiden Substanzen.

Versuch 86. *Phaseolus multiflorus*. Die Kotyledonenbasis nebst den anliegenden Theilen der Achsenorgane sind eingegypst und befinden sich in ätherhaltiger Luft. 2. Juni: Beginn des Versuchs.

12. Juni: Sehr wenig corrodirte Stärkekörner sind in kleiner Menge in den unteren Theilen der Kotyledonen nachzuweisen; in den mittleren und oberen Theilen dagegen sind

fast alle Stärkekörner intact. Die Kotyledonen werden in reine Luft gebracht.

18. Juni: Corrodirte Stärkekörner finden sich in allen Zellen der Kotyledonen. Die Flüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung.

Aus allen diesen Versuchen über den Einfluss von Sauerstoff oder anaesthesirenden Mitteln auf die selbstthätige Entleerung geht zweifellos hervor, dass nicht nur die Kotyledonen, sondern auch die Endosperme von Gramineen lebende Organe sind, welche ganz selbstständig functioniren können. Jede Endospermzelle von Mais kann, wie scheint, Diastase bilden, durch welche die Stärkeauflösung bedingt wird. Es giebt keine Angaben, welche darauf hinweisen, dass die Diastasebildung in einem dazu bestimmten Gewebe des Endosperms stattfindet. Der Hinweis von Haberlandt auf die Aleuronschicht, als den Ort der Diastasebildung, ist von Hansteen durch seine Versuche widerlegt. Ebenso ist Grüss in seiner letzten Abhandlung[1]) zu dem Schlusse gelangt, dass die Aleuronschicht keine Rolle von Bedeutung bei der Stärkeauflösung in den Endospermen von Mais spielt.

Während die Stärke aufgelöst wird und die dabei entstandenen Producte aus den Zellen abgeführt werden, bilden sich neue Diastasemengen, die weitere Stärkeauflösung bedingen. Die regulatorische Thätigkeit des Zellprotoplasmas besteht darin, dass, wenn die Abführung der Stärkeauflösungsproducte gehemmt wird und sich folglich ihre Menge innerhalb der Zellen vergrössert, die Neubildung der Diastase und der Auflösungsprocess sistirt wird.

Wenn die bei der Reservestoffauflösung entstandenen Producte in eine kleine Wassermenge abgeleitet werden, so vollzieht sich ihr Uebergang wie schon angedeutet war unbehindert, bis im Wasser ihr Procentgehalt eine bestimmte Grenze erreicht, nach welcher ein weiteres Uebertreten aufhört. Es ist klar, dass in diesem Falle der Procentgehalt an gelösten Stoffen im Wasser dem Gehalte des Zellsaftes an solchen sehr nahe kommen muss, und gerade diese Concentration wirkt sistirend auf die weitere Neubildung von Diastase oder andern Fermenten. Ebenso beeinflussen in der Kulturflüssigkeit gelöste verschiedene Stoffe (z. B. Mineralsalze) die Fähigkeit des Protoplasmas, die innerhalb der Zelle befindlichen Stoffe abzugeben, wodurch dasselbe Resultat wie in dem ersten

1) Landw. Jahrb., Bd. 25, 1896.

Falle erreicht wird. Bei der Anaesthesie (durch Aether oder Chloroformdämpfe) verliert das Protoplasma wahrscheinlich seine Fähigkeit Diastase und andere Fermente zu bilden. Wenn diese Annahme von einem Zusammenhang zwischen Menge der gebildeten Diastase und Stärkeauflösung für die Endosperme von Mais richtig ist, so steht zu erwarten, dass Endosperme, die schon angefangen haben sich zu entleeren und schon etwas Diastase enthalten, keine neue mehr bilden werden, wenn die Entleerung durch Anaesthesie oder durch Anwesenheit von Mineralsalzen im Kulturwasser gehemmt ist. Zur Aufklärung dieser Frage diente folgender Versuch.

Versuch 87. *Zea Mays*, Cinquantino. Es wurden aus den Maissamen die Embryonen nebst den Schildchen nach 12stündigem Liegen im Wasser entfernt. Je 15 solcher Endosperme wurden auf Gypssäulchen in reine resp. in ätherhaltige Luft gebracht, ebensoviel standen, mit Wachsträgern versehen, mit einer 1proc. KNO_3-Lösung in Berührung. Bei einem vierten, gleich grossen Quantum wurde nach achttägigem Trocknen über Schwefelsäure die Menge der Diastase bestimmt. Zu diesem Zwecke wurden die Endosperme verkleinert und im Mörser mit 50 ccm destillirtem Wasser sorgfältig verrieben.

Nach zweistündigem Auslaugen wurden zweimal 10 ccm abfiltrirt und zu je 50 ccm 1proc. Stärkekleister zugesetzt und eine Portion wurde ohne weiteres, die andere nach kurzem Aufkochen 16 Stunden auf einer Temperatur von 40° C. gehalten und dann durch Bestimmung des Zuckers in je 25 ccm aus der Differenz der beiden erhaltenen Zahlen die durch die Diastase gebildete Zuckermenge gefunden. Auf diese Weise ergaben 15 Endosperme im Gewicht von 1,341 g 0,045 g CuO. Nach sieben Tagen wurden auch die Endosperme der drei ersten Gruppen, welche im Wärmezimmer bei 25° C. gestanden hatten, ebenso über Schwefelsäure getrocknet, nachdem ihr Diastasegehalt bestimmt war. Die Endosperme, welche im Wasser gestanden hatten und deren Gewicht 1,280 g betrug, ergaben 0,622 g CuO, die aus der Aetheratmosphäre im Gewicht von 1,340 g 0,182 g CuO. Die dritten endlich aus der Salpeterlösung wogen 1,329 g und ergaben 0,102 g CuO. Ganz gleiche drei Gruppen wurden nun auch in reines Wasser bei 25° C. gestellt, und nach sieben Tagen wurden die der ersten Kultur in's neue Wasser, die der zweiten in die Aeterathmosphäre und

die dritte in 1% Lösung von KNO_3 gebracht. Nach fünf Tagen wurden sie getrocknet und ihr Diastasegehalt bestimmt. Die Endosperme der ersten Kultur wogen 1,112 g und ergaben 1,085 g CuO, die der zweiten, deren Gewicht 1,297 g war, ergaben 0,680 g und die der dritten mit dem Gewicht 1,306 g ergaben 0,593 g CuO.

Zur besseren Uebersicht sind nachstehend die erhaltenen Zahlen zusammengestellt:

15 Endosperme vor Beginn des Versuchs wogen 1,341 g und ergaben 0,045 g CuO.

15 Endosperme nach sieben Tagen im Wasser wogen 1,280 g und ergaben 0,622 g CuO.

15 Endosperme nach sieben Tagen in Aetheratmosphäre wogen 1,340 g und ergaben 0,182 g CuO.

15 Endosperme nach sieben Tagen in KNO_3 wogen 1,329 g und ergaben 0,102 g CuO.

15 Endosperme nach zwölf Tagen in Wasser wogen 1,112 g und ergaben 1,085 g CuO.

15 Endosperme nach sieben Tagen im Wasser, nach fünf Tagen in Aetheratmosphäre wogen 1,297 g und ergaben 0,680 g CuO.

15 Endosperme nach sieben Tagen im Wasser, nach fünf Tagen in KNO_3 wogen 1,306 g und ergaben 0,593 g CuO.

Daraus folgt, dass während sich die Diastasemenge in den Endospermen, die im Wasser standen, in fünf Tagen von 0,622 g CuO bis 1,085 g vergrösserte, dieselbe bei den in Aetherdämpfen oder in Kalinitratlösung befindlichen in der gleichen Zeit dieselbe blieb, da die Zahlen 0,622 g, 0,680 g und 0,593 g einander fast gleich sind.

Aus diesem Versuche geht also hervor, dass verschiedene im Kulturwasser gelöste Stoffe, sowie anaesthesirende Mittel nicht nur die Stärkeauflösung, sondern auch die Neubildung der Diastase hemmen. Jedoch lassen sich beide Fälle nicht vergleichen: der Mechanismus der Wirkung von Kalinitratlösung kann ein ganz anderer sein als der der Aetherwirkung. Die letzteren können unmittelbar auf das Protoplasma wirken, indem sie es in einen Zustand bringen, in dem es unfähig wird Diastase zu bilden. Unter der Wirkung von Kalinitratlösung verliert die Hautschicht des Protoplasmas ihre Fähigkeit die innerhalb der Zelle gelösten Stoffe passiren zu lassen, und in diesem Falle wirken die Auflösungs-

producte vor Allem hemmend auf die Stärkelösung und hindern dann überhaupt die Diastasebildung selbst. Dass das Protoplasma bei der Anaesthesie die Fähigkeit nicht verliert, die im Zellsaft gelösten Stoffe durchzulassen, beweist folgende Thatsache: Sowohl abgetrennte, als auch an der Pflanze sitzende Blätter zeigen weit schnellere Stärkeauflösung, wenn sie sich in einer Athmosphäre mit Aetherdämpfen befinden. Umgekehrt, wenn man entstärkte Blätter auf eine Dextroselösung, der eine kleine Menge von Aether oder Chloroform zugesetzt ist, legt, so findet die Bildung von Stärkekörnern nicht statt, sondern man kann eine ziemlich grosse Menge von Dextrose innerhalb der Zellen constatiren.

Andererseits aber, wenn die Zelle sich in einer Lösung von anorganischem Salze, die keine bemerkliche Plasmolyse bedingt, befindet, so sind zwei entgegengesetzte osmotische Ströme zu warten, einer von den organischen Stoffen, die im Zellsaft gelöst sind, aus der Zelle in die umgebende Flüssigkeit, und der anderen von der Salzlösung in die Zelle. Diese beiden osmotischen Ströme bewegen sich in entgegengesetzter Richtung, bis das osmotische Gleichgewicht zwischen der Zelle und der umgebenden Flüssigkeit hergestellt ist. Wenn daher die Zellen, in denen sich die Stärke auflöst, mit einer genügenden Menge von Kalinitratlösung in Berührung stehen, so muss man, solche Ströme vorausgesetzt, erwarten, dass der Uebergang der Auflösungsproducte ziemlich lange Zeit dauern wird und die Stärkeauflösung sehr merklich wird. In Wirklichkeit aber ist bei der angegebenen und sogar bei niedrigerer Concentracion der Kalinitratlösung (siehe Versuch 75) keine bedeutende Stärkeauflösung in den Endospermen von Mais zu bemerken und daraus folgt, dass keine entgegengesetzten osmotischen Ströme auftreten und die Wirkung der Kalinitratlösung auf den Entleerungsprocess durch eine Aenderung der Eigenschaften des Protoplasmas erklärt werden kann, welche in der Unfähigkeit zum Durchlassen von Auflösungsproducten besteht. Die Stärkeauflösung dauert in diesem Falle fort, bis die Concentration der Zuckerlösung innerhalb der Zelle jene Grenze erreicht, bei welcher die Stärkeauflösung sistirt wird.

Wie oben mehrfach angedeutet, geht die Entleerung der Reservestoffbehälter nur dann vor sich, wenn die gebildeten Auflösungsproducte aus den Geweben der Behälter abgeführt werden können. Man könnte erwarten, dass das Resultat des Versuchs nicht davon abhängt, an welcher Stelle der Oberfläche der Reserve-

stoffbehälter diese Abführung zu Stande kommt. Hansteen befestigte keimenden Maissamen mit der dem Schildchen entgegengesetzten Seite an Gyps, so dass die Gypssäulchen durch Glasröhrchen in Wasser tauchten. Er beobachtete dabei eine gehemmte Entwickelung der Keimlinge, obgleich seine Beschreibung keine klare Vorstellung über den Entwickelungszuztand dieser Keimlinge giebt. Um diesen Punkt aufzuklären wurden folgende Versuche von mir ausgeführt.

Versuch 88. *Zea Mays*, Cinquantino. Die Endosperme sind an den Gypssäulchen mit einem, dem Scutellum gegenüberliegenden Schnitte angegypst; in der vorher vom Schildchen eingenommenen Vertiefung wurde ein wenig Gyps in der Form eines gekrümmten Stäbchens, dass mit seinem Ende mit dem tragenden Gypssäulchen in Berührung stand, angegossen. Die Kultur stand bei 23° C. 9. April: Beginn des Versuchs.

23. April: Die Endosperme haben ganz weiche Consistenz, an der Scutellumseite sind vollkommen entleerte Zellen, während an der anderen, dem Gypssäulchen anliegenden sehr wenig Stärkekörner corrodirt sind. Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung stark.

Versuch 89. *Zea Mays*, Cinquantino. Es wurden an der Scutellumseite der Endosperme, sowie an der Schnittfläche der gegenüberliegenden Seite je ein bogenförmiges Gypsstäbchen angegossen, die getrennt in kleinen mit Wasser gefüllten Krystallisirschalen standen. 9. April: Beginn des Versuchs.

23. April: An der Scutellumseite finden sich viele corrodirte Stärkekörner und einige Zellen sind schon halb entleert; an der gegenüberliegenden Seite sind corrodirte Stärkekörner nur in minimaler Menge vorhanden.

Versuch 90. *Zea Mays*, Cinquantino. Die Endosperme wurden mit einem dem Scutellum gegenüber liegenden Schnitte an den Gypssäulchen befestigt. Temperatur 25° C. 27. Februar: Beginn des Versuchs.

2. März: An der dem Gyps anliegenden Schnittfläche sind die Stärkekörner in den Zellen zu ca. 75 % corrodirt, an der Scutellumseite jedoch höchstens zu 25 %.

6. März: Die Menge der corrodirten Stärkekörner ist nicht gross und der Unterschied in der Corrosion ist nicht mehr bemerklich.

Versuch 91. *Zea Mays*, Cinquantino. Die Kulturen wurden in gleicher Art wie der vorige Versuch bei 23 °C. angestellt. 14. März: Beginn des Versuchs.

21. März: In allen Zellen auf der Scutellumseite sind die Stärkekörner ein wenig corrodirt, während an der gegenüberliegenden Seite fast alle Körner intact geblieben sind.

Versuch 92. *Lupinus albus*. Zwei Kulturen zu je 10 Endospermen. In einer Kultur sind die Endosperme auf den Gypssäulchen in normaler, in der anderen in umgekehrter Lage befestigt. Beide Kulturen standen im Dunkeln bei 25 ° C. 21. April: Beginn des Versuchs.

13. Mai: In den Kotyledonen der ersten Kultur waren Proteïnstoffe und Stärke verschwunden; in denen der zweiten war die Entleerung nicht so weit wie in der ersten vor sich gegangen; die Proteïnstoffe sind zwar vollkommen aufgelöst, aber die Stärke ist noch in ziemlich grosser Menge vorhanden. In beiden Fällen entleeren sich zuerst die dem Gyps nächst liegenden Zellen. An dem Längsschnitte der Kotyledonen kann man nach der Färbung mit Jod die Grenze zwischen den Stärke führenden Theilen und denen, die keine Stärke mehr enthalten, ganz deutlich wahrnehmen.

Aus den beschriebenen Versuchen folgt, dass ein Unterschied im Entleerungsprocess besteht zwischen Mais-Endospermen, die die Auflösungsproducte auf der Scutellumseite und solchen, die dieselben durch eine Schnittfläche an einer anderen Stelle des Endosperms abführen. Die Kotyledonen von *Lupinus albus* zeigen in dieser Hinsicht eine andere Erscheinung. Die Entleerung der Kotyledonen beginnt bei den unteren dem Gyps anliegenden Zellenschichten und geht weiter zur Basis des Kotyledo, indem in den Endospermen gleichzeitig corrodirte Stärkekörner an den beiden Seiten des Endosperms erscheinen; es scheint, dass die Corrosion der Stärkekörner an der Scutellumseite sogar energischer vor sich geht. Wenn aber die Auflösungsproducte von beiden Seiten gleichzeitig abgeleitet werden können, so vergrössert sich dieser Unterschied in der Entleerung beider Seiten noch mehr.

Wie oben angedeutet, beginnt sowohl bei der selbstthätigen Entleerung, als auch bei der Keimung die Auflösung der Stärke

an der Scutellumseite und dehnt sich dann, der Peripherie des Endosperms folgend, unter der Aleuronschicht weiter aus. Diesem Auflösungsgang entspricht die Diastasevertheilung ganz genau, wie das Grüss vermittelst seiner Guajakreaction gezeigt hat. Er giebt aber an, dass ein quantitativer Unterschied im Diastasegehalt zwischen verschiedenen Teilen des Endosperms existire. Brown und Morris[1]) bestimmten den Diastasegehalt in 50 ungekeimten, nur gequollenen Gerstenkörnern; in proximalen Endospermhälften fanden sie einen Diastasegehalt, der 1,715 g CuO entsprach, und in distalen Hälften — nur 0,610 g CuO. Nach 7tägiger Keimung ergab die Diastase 9,797 g CuO für proximale Hälften und 3,531 g CuO für die distalen. Auf diese Angaben gestützt, kann man vermuthen, dass die Ursache des oben angezeigten Unterschieds in der Stärkeauflösung an den beiden Seiten des Mais-Endosperms in einer ungleichen Diastasevertheilung liegt.

Die oben beschriebene Erscheinung könnte jedoch auch dadurch erklärt werden, dass das Protoplasma die im Zellsaft gelösten Stoffe nach verschiedenen Richtungen nicht gleich leicht durchlässt, und hat diese Vermuthung viel Wahrscheinlichkeit für sich.

Gleichviel welche von beiden Annahmen nun die richtigere ist, jedenfalls zeigt sich hierbei das Vorhandensein einer physiologisch höheren Organisation des Endosperms, als Organs, das nur zu streng begrenzten Functionen fähig ist. Ausserdem sind beide Erklärungen auch in biologischer Beziehung von grosser Bedeutung. Bei grösserem Diastasegehalt in proximalen Endospermhälften kann die Stärke weit schneller aufgelöst und die entstandenen Producte auch schnell abgeleitet werden. Die ungleiche Durchlässigkeit des Protoplasmas nach verschiedenen Richtungen würde ebenso die Ableitung der Auflösungsproducte nach einer bestimmten Richtung, nämlich zum jungen Keimling hin, befördern.

Wie oben angezeigt, vollzieht sich die selbstthätige Entleerung der Reservestoffbehälter langsamer als die normale Entleerung bei der Keimung, und es folgt daraus, dass die Anwesenheit des Embryos einen Einfluss auf die Auflösung der Reservestoffe äussert. Das kann theils durch den Consum der Auflösungsproducte seitens des jungen Keimlings, theils aber durch einen Uebergang der Diastase oder anderer Fermente vom Keimling in die Gewebe der Reservestoffbehälter erklärt werden.

---

1) The Germination of some of the Gramineae. London 1890.

Die Frage über einen Austritt der Diastase aus dem Gewebe des Schildchens in's Endospermgewebe bleibt bis jetzt noch unaufgeklärt. Alle darauf bezüglichen Versuche wurden mit Schildchen gemacht, die von ihren Endospermen abgetrennt waren, und dabei erlitt das Object eine Verwundung, welche eine Wirkung auf seine Functionen äussern konnte. Man kann deshalb diese Versuche nicht als einwandsfrei anerkennen und darf die daraus gezogenen Schlüsse nicht auf intacte Objecte ausdehnen. Die Angaben von Grüss für gekeimte Samen von *Canna indica* ergeben auch keine bestimmten Gesichtspunkte.

Die unten angeführten Versuche können zum Theil als Beweis dafür dienen, dass das Schildchen die Diastase in das Endospermgewebe abzusondern vermag.

Versuch 93. *Zea Mays*, roth türkisch. Die Samen sind in zwei Gruppen getheilt: von denen der ersten Gruppe sind die Embryonen nebst Schildchen entfernt, von den der zweiten nur die Embryonen ohne das Schildchen. Die Endosperme beider Gruppen wurden auf Gypssäulchen angebracht und dann jede Gruppe einzeln in Krystallisirschalen gestellt. Die Kulturen blieben im Dunkeln bei 25° C. 5. Februar: Beginn des Versuchs.

11. Februar: In den Endospermen der zweiten Gruppe sind die Stärkekörner stark corrodirt und an der Scutellumseite sind hier und da Zellcomplexe fast entleert; in den Endospermen der ersten Gruppe sind nur wenige Stärkekörner corrodirt.

18. Februar: Die Endosperme der zweiten Gruppe enthalten keine intacte Stärkekörner mehr; beim Scutellum und an der Peripherie des Endosperms finden sich viele entleerte Zellen. Die Endosperme der ersten Gruppe enthalten nur in den Zellen am Scutellum und an der Peripherie stark corrodirte Stärkekörner.

Versuch 94. *Zea Mays*, roth türkisch. Zwei dem vorigen Versuche gleiche Kulturen. Ausserdem wurden noch junge Theile von Wurzeln und Stengeln von gekeimten Samen abgeschnitten und die Samen dann mit diesen Resten von Achsenorganen an die Säulchen angegypst. Alle drei Kulturen standen im Dunkeln bei 23° C. 29. Januar: Beginn des Versuchs.

5. Februar: In allen Theilen der Endosperme, an denen das Schildchen geblieben war, sind viel corrodirte Stärkekörner nachweisbar, am Scutellum sind einige Zellen schon fast entleert. Die Endosperme ohne Schildchen enthalten nur an der Scutellumseite sehr schwach corrodirte Stärkekörner. Die Endosperme der dritten Gruppe zeigen eine Zwischenstufe.

10. Februar: In den Endospermen mit Schildchen sind viele Zellen an der Peripherie vollkommen entleert, in denen ohne Schildchen enthalten fast alle Zellen schwach corrodirte Stärkekörner. Bei den Endospermen der dritten Kultur finden sich stark corrodirte Stärkekörner fast in allen Zellen, hier und da an der Peripherie auch halb entleerte Zellen.

Versuch 95. *Zea Mays*, Cinquantino. Den gekeimten Samen wurden die Wurzeln abgeschnitten und die gebliebenen Stengelreste eingegypst. Ausserdem wurden auch Endosperme nebst Schildchen, aber ohne Embryonen auf den Gypssäulchen angesetzt. Die Kulturen blieben im Dunkeln bei 25° C. 30. April: Beginn des Versuchs.

10. Mai: Die Entleerung der Endosperme der zweiten Kultur (d. h. nebst Schildchen, aber ohne Embryonen) ist weiter fortgeschritten als die der ersten.

Versuch 96. *Zea Mays*, Cinquantino. Es wurden zwei ebensolche Kulturen wie im vorigen Versuche hergestellt, aber statt der Wurzeln wurden die Stengel abgeschnitten. 2. Mai: Beginn des Versuchs.

12. Mai: Man konnte einen weit kleineren Unterschied in der Entleerung beider Kulturen beobachten als im Versuch 95.

Versuch 97. *Zea Mays*, Cinquantino. Es wurden drei Kulturen hergestellt: 1. Endosperme nebst Schildchen, aber ohne Embryonen; 2. Endosperme nebst Embryonen, bei denen die Stengel abgeschnitten; 3. Endosperme nebst Embryonen, hei denen die Wurzeln abgeschnitten sind. Alle drei Kulturen standen bei 23° C. 8. Mai: Beginn der Versuchs.

15. Mai wurde der Versuch abgebrochen. 1. In allen Zellen zeigen sich die Stärkekörner stark corrodirt; an der Scutellum-

seite und der Peripherie befinden sich sehr viele entleerte Zellen; die Endosperme sind weich und halb durchsichtig. 2. Die Entleerung ist der von 1. fast gleich. 3. Die Entleerung weit geringer fortgeschritten als bei den Endospermen der beiden ersten Kulturen.

Aus den Resultaten dieser Versuche folgt zweifellos, dass der Entleerungsprocess sich bedeutend schneller vollzieht, wenn die Schildchen von den Endospermen nicht abgetrennt sind. Da in diesem Falle die Schnittfläche, welche die Auflösungsproducte passiren, nicht grösser ist, als die bei den Endospermen ohne Schildchen, so lässt sich die Beförderung des Entleerungsprocesses durch den Uebertritt von Diastase aus dem Schildchen in das Endospermgewebe erklären.

Der Unterschied der Grösse der Schnittfläche bei Objecten mit oder ohne Embryonen macht sich in den Resultaten bei den angeführten Versuchen sehr bemerklich, ebenso zeigt sich auch, dass die Gewebe der Stengeltheile des Embryos zur Fortleitung der Entleerungsproducte befähigter sind als die Wurzeln.

Obgleich diese Thatsachen noch keine befriedigende Erklärung dieser Erscheinung geben, war der Unterschied in der Entleerung doch zu deutlich, als dass man denselben blossen Zufälligkeiten zuschreiben könnte, sondern einen Einfluss der verschieden schnellen Ableitung der Entleerungproducte anerkennen muss.

IV. Producte, die sich bei der selbstthätigen Entleerung der Reservestoffbehälter bilden.

Die Auflösung der Reservestoffe an ihren Ablagerungsorten wird in allen oben angeführten Versuchen von dem unmittelbaren oder mittelst der Gypssäulchen bewirkten Uebertritt der Auflösungsproducte in's Wasser begleitet. Es ist nicht zu vermuthen, dass die Entleerungsproducte, nachdem sie in's Kulturwasser übergegangen sind, noch irgend welchen extracellularen Veränderungen unterliegen sollten, natürlich unter der Voraussetzung, dass weder Bakterien noch andere Organismen im Kulturwasser vorhanden sind. Sollten aber solche extracellularen Veränderungen stattfinden, so könnten es nur Spaltungsreactionen, nicht Synthesen sein. Die hydrolytischen Reactionen können durch Enzyme bewirkt werden, aber die Annahme von der Anwesenheit solcher in der Kulturflüssigkeit unter-

liegt einem grossen Bedenken. Nach den Angaben von Grüss[1]) und Molisch[2]) soll zwar Diastase in Wasser und Stärkekleister, in denen sich Wurzeln von Mais und Schminkbohnen befanden, vorhanden sein, allein Linz[3]) und Czapek[4]) bestreiten das. Von mir wurden zwei Kulturflüssigkeiten von *Zea Mays* untersucht. Von 200 ccm der einen wurden zweimal 25 ccm genommen und zu je 50 ccm des nach Lintner hergestellten Stärkekleisters zugesetzt; die eine Portion wurde sofort kurze Zeit aufgekocht und blieben beide 24 Stunden bei 30° C. stehen. Nach dieser Zeit wurde der Zuckergehalt in beiden Portionen bestimmt und betrug derselbe 0,029 g CuO für die erste Portion und 0,027 g CuO für die zweite. Im andern Falle wurde mit zweimal 25 ccm der 150 ccm betragenden Kulturflüssigkeit ebenso verfahren und ergaben dieselben nach 18stündigem Stehen bei 30° C. 0,041 g CuO für die erste und 0,040 g CuO für die zweite Portion. Diese Resultate zeigen, dass ein Uebertritt von Diastase aus Endospermen von Mais in's Wasser unter den Bedingungen des Versuchs nicht stattfindet.

Wie oben gesagt war, reducirt die Kulturflüssigkeit Fehling'sche Lösung mehr oder weniger stark. In den meisten Fällen wird diese Reductionsfähigkeit nach dem Kochen mit sehr verdünnter Schwefelsäure noch bedeutender. Weitere Untersuchungen zeigen, dass das Mengenverhältniss des vor und nach der Inversion reducirten Kupferoxyds sich während der ganzen Entleerungsdauer ändert. Je später, desto kleiner ist diese Differenz, was auf die Verminderung des nicht direct reducirenden Zuckers in der Kulturflüssigkeit hinzeigt. So z. B. betrugen für *Zea Mays* im Versuch 98 (siehe unten) die nicht reducirenden Kohlehydrate nach 21 Tagen — 9,2 % der ganzen Zuckermenge; im Versuch 101 nach 5 Tagen — 17,2 %, nach 9 Tagen — 5,4 %, nach 14 Tagen — 10,4 %; im Versuch 102 nach 5 Tagen 32,1 %, nach 9 Tagen — 28,7 %, nach 13 Tagen — 14,0 % und nach 17 Tagen — 7,5 %. Für *Triticum sativum* betrug dieser Gehalt im Versuch 103 nach 14 Tagen — 29,8 % und nach 28 Tagen nur 4,8 %; im Versuch 105 nach 8 Tagen — 24,5 %, nach 24 Tagen 4,7 %; für *Secale cereale* nach 18 Tagen 47,0 %, nach 26 Tagen 12,0 % (Versuch 106); für

---

1) Pringsheim's Jahrb., Bd. XXVI, p. 379.
2) Sitzungsber. d. Kais. Akad. Wien, 1887, Bd. 96, Octoberheft.
3) l. c., p. 292.
4) Pringsheim's Jahrb., Bd. XXIX (1896), p. 376—377.

Hordeum distichum nach 10 Tagen — 30,6 % und nach 20 Tagen nur 9,2 % (Versuch 107).

Zur quantitativen Bestimmung der Kohlenhydrate wurden zu 100 ccm der betreffenden Flüssigkeit 6 Tropfen zehnprocentiger Schwefelsäure zugesetzt und dieselbe dann ½ Stunde am Rückflusskühler gekocht. In den meisten Fällen war es nothwendig, für jede neue Kulturflüssigkeit mehrere Vorversuche zu machen, um die für die Inversion nöthige Säuremenge zu finden, die noch keine Reversion der Kohlenhydrate bewirkte[1]).

Die oben angeführte Thatsache des allmählichen Abnehmens der complicirteren Kohlenhydrate, die in gleichem Schritt mit der Entleerung des Reservestoffbehälters geht, kann auf zweierlei Weise erklärt werden. Müntz, sowie Schulze und Frankfurt haben Rohrzucker in vielen Samen gefunden. Es ist möglich, dass in der ersten Periode der Entleerung Producte in's Kulturwasser übertreten, die darin leicht löslich sind und in den Reservestoffbehältern schon in der Form abgelagert waren, in welcher sie in das Keimlingsgewebe eintreten. Dann später beginnt die Auflösung der anderen Reservestoffe und ihr Uebergang in der Form von weniger complicirten Kohlenhydraten, und letztere nehmen mit der Zeit zu, bis sie sich endlich fast ausschliesslich in den Auflösungsproducten befinden. Eine solche Erscheinung zeigt sich bei Entleerung der Rhizome von *Rudbeckia digitata*. Als Reservestoffe dieser Pflanze dienen Inulin und Stärke in fast gleicher Menge. Bei der Entleerung, sowie bei der Keimung[2]) verschwindet zuerst fast das ganze Inulin und dann beginnt erst eine bemerkliche Stärkeauflösung, wie das schon oben beschrieben war. Diese Erscheinung kann man mit der von Wortmann[3]) beschriebenen Stärkeauflösung durch Bakterien in Gegenwart anderer Kohlehydrate vergleichen. Wortmann beobachtete, dass Bakterien, wenn sie sich in einer Nährlösung befanden, die Stärke und Zucker enthielt, die erstere erst zu zerstören anfingen, nachdem die ganze Zuckermenge in der Flüssigkeit schon verschwunden war. Der Zucker deckte auf diese Weise die Stärke

1) Ueber die Reversionserscheinungen siehe Tollens, Handbuch der Kohlenhydrate, Bd. 2 (1895), p. 45; Lippmann, Die Chemie der Zuckerarten, 1895, p. 85 u. 105, ebenso Winterstein in Landw. Versuchsst., Bd. 51, p. 375.

1) A. Meyer (Die Stärkekörner, p. 212) führt irrthümlich an, dass die Stärke früher verschwindet als Inulin.

2) Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 6, p. 287.

vor der Zerstörung durch die Bakterien. Beispiele solcher Deckung eines Stoffes durch einen anderen sind von Pfeffer in seiner „Election organischer Nährstoffe“[1]) angeführt.

Eine andere Erklärung der oben beschriebenen Erscheinung kann auf die Annahme gegründet werden, dass der Uebergang von dem so complicirten Stärke- zu dem weit einfacheren Dextrosemoleküle allmählich vor sich geht und dass neben Maltose und Dextrin innerhalb der Zelle noch andere ziemlich complicirte Kohlenhydrate erscheinen, die früher diosmiren, ehe sie der weiteren Zerstörung unterliegen. Dass wir bei der Diastasewirkung auf Stärke ausser Maltose und Dextrin keine anderen Producte finden, kann nicht als Beweis gegen die angeführte Erklärung dienen. Man darf nicht vergessen, dass Bildungs- und Zerstörungsprocesse innerhalb der lebenden Zelle anders vor sich gehen können als ausserhalb derselben, und dass die Zelle, in welcher sich die Stärkeauflösung vollzieht, lebt und athmet, d. h. einen Theil der entstehenden Producte verbraucht.

Jedenfalls ist das allmähliche Abnehmen des nicht direct reducirenden Zuckers nicht die Folge einer Absonderung von Invertin seitens der Zellen, obgleich die Bildung dieses Ferments bei der Keimung verschiedener Samen beobachtet worden ist. Zur Feststellung dieser Thatsachen brachte ich 15 an Wachs angeklebte Endosperme durch ihre Scutellumseiten mit 100 ccm destillirtem, zweimal aufgekochtem Wasser in Contact. Nach 12 Tagen waren die Stärkekörner in allen Zellen der Endosperme stark corrodirt und hier und da fanden sich an der Peripherie halb entleerte Zellen. Zweimal 40 ccm der Kulturflüssigkeit wurden mit je 100 ccm 1 % Rohrzuckerlösung gemischt und beide, die eine Portion nach kurzem Aufkochen, 24 Stunden bei 40° C. stehen gelassen. Die aufgekochte Flüssigkeit ergab mit Fehling'scher Lösung 0,717 g CuO, die andere 0,732 g CuO, so dass die Differenz von nur 0,015 g wohl kaum die Anwesenheit von Invertin annehmen lässt.

Welche von beiden oben angeführten Erklärungen die richtigere ist, ist schwer zu sagen. Es ist möglich, dass sich beide Processe gleichzeitig vollziehen: dass höher molekulare Zucker, die in den Reservestoffbehältern schon im fertigen Zustand vorhanden sind, diosmiren und zu gleicher Zeit auch Hydrolyse der Stärke stattfindet, wobei noch mehr solche Zuckerarten entstehen.

---

1) Pringsheim's Jahrb., Bd. XXVIII, 1895.

Eine genaue Bestimmung der verschiedenen Kohlenhydrate war wegen ihrer geringen Menge nicht ausführbar.

In einigen Fällen, wo die Kulturflüssigkeit ausser Zucker nur wenig andere Stoffe enthielt, lies sich eine kleine Menge der gelben nadelförmigen Krystalle von Phenylosazon gewinnen, deren Schmelzpunktbestimmung im Mittel für Krystalle aus drei Kulturflüssigkeiten von Mais 204,4° ergab. Da aber Dextroseosazon denselben Schmelzpunkt wie Lävuloseosazon hat, so erlauben diese Angaben keinen Schluss darüber zu machen, welche Glukose in der Kulturflüssigkeit war. Ebenso war es schwer zu entscheiden, ob unter den nicht direct reducirenden Kohlenhydraten auch Rohrzucker sich findet. Als einen Beweis für sein Vorkommen kann man den ziemlich grossen Procentgehalt an nicht reducirendem Zucker in der Kulturflüssigkeit von *Triticum sativum*, in dessen Samen Schulze und Frankfurt grosse Mengen von Rohrzucker gefunden haben[1]), anführen.

In einigen Kulturflüssigkeiten aber waren nur direct reducirende Kohlehydrate vorhanden, z. B. bei *Dahlia varabilis*, *Beta vulgaris*, *Phoenix dactylifera*. In den Entleerungsproducten von *Dahlia variabilis* ist Lävulose vorhanden, derselbe Zucker, welcher auch in den jungen Sprossen dieser Pflanze erscheint.

Aus den Endospermen von *Phytelephas macrocarpa* und *Phoenix dactylifera* hat Reiss[2]) d-Mannose dargestellt, die er Seminose nennt, und welche durch Hydrolyse aus dem Mannan, der Substanz der verdickten Zellwände, entsteht. Man konnte daher erwarten, dass sich bei der Keimung und folglich auch bei der selbstthätigen Entleerung dieser Endosperme Mannose in den Auflösungsproducten befindet. Um diese Frage aufzuklären, wurden zwei Kulturen von *Phoenix dactylifera* zu je 20 Endospermen hergestellt. Nach 12 Tagen wurde der Versuch abgebrochen und beide Kulturflüssigkeiten gemischt bei 70° eingedunstet. Nach Zusatz von essigsaurem Phenylhydrazin, das mit Mannose schon in der Kälte einen Niederschlag von Mannosehydrazon ergiebt, waren nach drei Stunden Boden und Wände des Gefässes mit einem sehr dünnen gelben Anflug bedeckt, der aber wegen seiner ausserordentlich geringen Menge nicht näher geprüft werden konnte, so dass ein ganz sicherer Beweis für die Bildung von Mannose nicht ermöglicht war.

---

1) 20 g aus 1 kg Samen.

2) Landw. Jahrb. 1889, p. 711.

Bevor ich nun zur Betrachtung des Uebertritts stickstoffhaltiger Entleerungsproducte übergehe, muss ich noch einige andere Versuche kurz anführen.

Versuch 98. *Zea Mais*, Cinquantino (1894). 22 Endosperme, Temperatur 25 ° C. 26. April: Beginn des Versuchs.

4. Mai: Die Stärkekörner sind überall stark corrodirt; bei Controlsamen, die in reinem Sand unter denselben Versuchsbedingungen gekeimt waren, finden sich an der Peripherie ganz entleerte Zellen.

16. Mai: Die Endosperme sind fast vollkommen entleert, nur die Centralzellen enthalten noch viele corrodirte Stärkekörner.

Gewicht des frischen Endosperms[1] . . .	0,1340 g
Gewicht des entleerten Endosperms[1] . .	0,0400 g
Differenz	0,0940 g
Stickstoffgehalt des frischen Endosperms .	0,00250 g
Stickstoffgehalt des entleerten Endosperms	0,00106 g
Differenz	0,00144 g

Der Stickstoff beträgt also im frischen Endosperm 1,86 % vom Trockengewicht und im entleerten 2,65 %, so dass sich nach 21 Tagen ein Verlust an absolutem Gewicht von 70,1 % und an Stickstoff von 57,6 % für das Endosperm ergab.

Die Zuckermenge in der Kulturflüssigkeit ergiebt:

Nach Inversion . .	2,72 g CuO
Vor Inversion . .	2,47 „ „
Differenz	0,25 g CuO,

was 9,2 % der gesammten Zuckermenge ausmacht.

100 ccm der Kulturflüssigkeit wurden vorsichtig bis zur Trockne eingedampft und im Rückstand wurde 0,00366 g Stickstoff gefunden, in der gesammten Flüssigkeitsmenge war also 0,0168 g Stickstoff.

Versuch 99. *Zea Mays*, Cinquantino (1895). 32 Endosperme. Temperatur 25 ° C. 2. Mai: Beginn des Versuchs.

---

1) Mittleres Gewicht von 16 bei 105 ° C. getrockneten Endospermen.

21. Mai: Alle Stärkekörner sind stark corrodirt; bei den meisten Endospermen sind die peripherischen Zellenschichten fast entleert.

Gewicht des frischen Endosperms	0,0704 g
Gewicht des entleerten Endosperms . . .	0,0550 g
Differenz	0,0154 g

Stickstoffgehalt des frischen Endosperms .	0,00145 g
Stickstoffgehalt des entleerten Endosperms	0,00120 g
Differenz	0,00025 g

Das frische Endosperm enthält 2,05 % Stickstoff und das entleerte 2,18 %. Nach 19 Tagen beträgt der Verlust an Gewicht 21,8 %, an Stickstoff 17,2 %.

Der Zuckergehalt in der Kulturflüssigkeit ergiebt:

Nach Inversion .	1,35 g CuO
Vor Inversion . .	1,03 „ „
Differenz	0,32 g CuO,

also 23,7 % der gesammten Zuckermenge.

Versuch 100. *Zea Mays*, Cinquantino (1895). 32 Endosperme auf Wachssäulchen geklebt, so dass ihre Scutellumseiten mit Wasser in Berührung stehen. Temperatur 25 ° C. 2. Mai: Beginn des Versuchs.

18. Mai: Alle Zellen an der Peripherie der Endosperme sind entleert.

Gewicht des frischen Endosperms	0,0704 g
Gewicht des entleerten Endosperms . . .	0,0398 g
Differenz	0,0306 g

Stickstoffgehalt des frischen Endosperms .	0,00145 g
Stickstoffgehalt des entleerten Endosperms	0,00061 g
Differenz	0,00084 g

Das frische Endosperm enthält also 2,05 % Stickstoff und das entleerte 1,53 %. Nach 16 Tagen beträgt der Verlust an Gewicht 43,4 %, an Stickstoff 57,9 %.

Der Zuckergehalt in der Kulturflüssigkeit entsprach vor der Inversion 1,05 g CuO.

Versuch 101. *Zea Mays*, Cinquantino (1894). 60 Endosperme auf Wachssäulchen, Temperatur 25° C. 26. Mai: Beginn des Versuchs.

31. Mai, 4. und 6. Juni wurde das Kulturwasser erneuert.

9. Juni wurde der Versuch abgebrochen; nur kleine Zellengruppen in der Mitte der Endosperme zeigen noch Stärkekörner, alle anderen Zellen sind entleert.

Gewicht des frischen Endosperms . . .	0,0956 g
Gewicht des entleerten Endosperms . .	0,0249 g
Differenz	0,0707 g
Stickstoffgehalt des frischen Endosperms .	0,001490 g
Stickstoffgehalt des entleerten Endosperms	0,000405 g
Differenz	0,001085 g

Das frische Endosperm enthält demnach 1,56 %, das entleerte 1,62 % Stickstoff. Nach 14 Tagen hat ein Endosperm 73,9 % von seinem Gewicht und 72,8 % von seinem Stickstoff verloren.

Der Zuckergehalt beträgt:

	I. Flüssigkeit (26.—31. Mai)	II. Flüssigkeit (31. Mai—4. Juni)	III. Flüssigkeit (4.—9. Juni)
Nach Inversion	1,518	2,765	2,65 g CuO
Vor „	1,25	2,625	2,40 „ „
Differenz	0,26	0,140	0,25
In %	17,2 %	5,4 %	10,4 %

Versuch 102. *Zea Mays*, Cinquantino (1894). 25 Endosperme auf Gypssäulchen, Temperatur 25° C. 16. Juni: Beginn des Versuchs.

Das frische Endosperm enthält sonach 1,56 %, das entleerte 1,23 % Stickstoff. Nach 17 Tagen beträgt der Verlust an Gewicht 70,4 %, an Stickstoff 76,5 %.

Die Kulturflüssigkeiten sind in drei Portionen vereinigt und in diesen Gesammtstickstoff, Eiweissstickstoff, Amidstickstoff und aus der Differenz der Peptonstickstoff bestimmt.

	Gesammt-stickstoff	Eiweiss-stickstoff	Pepton-stickstoff	Amid-stickstoff
I.—IV. Flüssigkeit	0,00520	0,00285	0,00121	0,00114
V.—VI. Flüssigkeit	0,01376	0,00476	0,00360	0,00540
VII.—VIII. Flüssigkeit	0,02086	0,00560	0,00380	0,01146
Summe	0,03872	0,01321	0,00861	0,01800

Der Zuckergehalt beträgt:

	I. u. II. Flüssigkeit	III. u. IV. Flüssigkeit	V. u. VI. Flüssigkeit	VII. u. VIII. Flüssigkeit
Nach Inversion	0,5750	1,270	1,1625	0,330 g CuO
Vor Inversion	0,3500	0,905	1,0000	0,305 „ „
Differenz	0,2250	0,365	0,1625	0,025 g CuO
In %	39,1 %	28,7 %	14,0 %	7,5 %

Versuch 103. *Triticum sativum*. 30 Endosperme auf Wachssäulchen, Temperatur 23° C. 2. Juni: Beginn des Versuchs.

16. und 22. Juni wird das Kulturwasser erneuert.

30. Juni: Ende des Versuchs. Stärke ist nur noch in den in der Mitte der Endosperme liegenden Zellen vorhanden.

Gewicht des frischen Endosperms	0,0380 g
Gewicht des entleerten Endosperms . . .	0,0075 g
Differenz	0,0305 g
Stickstoffgehalt der frischen Endosperme .	0,00049 g
Stickstoffgehalt der entleerten Endosperme	0,00018 g
Differenz	0,00031 g

Das frische Endosperm enthält also 1,29 % Stickstoff, das entleerte 2,40 %. Nach 28 Tagen hat ein Endosperm 80,2 % seines Gewichts und 63,2 % seines Stickstoffs verloren.

Dann wurden Gesammtstickstoff, Eiweissstickstoff, Peptonstickstoff und Amidstickstoff in der gemischten ersten und zweiten Kulturflüssigkeit sowie auch in der dritten bestimmt.

	Gesammt-stickstoff	Eiweiss-stickstoff	Pepton-stickstoff	Amid-stickstoff
I. + II.	0,0038	0,0025	0,0008	0,0005
III.	0,0052	0,0029 (Eiweiss- + Peptonstickstoff)		0,0023

Der Zuckergehalt beträgt:

	I. Flüssigkeit	II. Flüssigkeit	III. Flüssigkeit
Nach Inversion	0,6990	—	0,8800 g CuO
Vor Inversion	0,4905	0,850	0,8375 „ „
Differenz	0,2085	—	0,0425 g CuO
In %	29,8 %	—	4,8 %

Versuch 104. *Triticum sativum.* 30 Endosperme an Wachssäulchen, Temperatur 25° C. 3. Juni: Beginn des Versuchs.

14. Juni war das Kulturwasser erneuert;

20. Juni: Ende des Versuchs. Die Stärke ist in den peripherischen Zellschichten der Endosperme verschwunden.

Gewicht des frischen Endosperms . . .	0,0384 g
Gewicht des entleerten Endosperms . . .	0,0218 g
Differenz	0,0166 g
Stickstoffgehalt des frischen Endosperms .	0,00050 g
Stickstoffgehalt des entleerten Endosperms	0,00042 g
Differenz	0,00008 g

Das frische Endosperm enthält also 1,29 % Stickstoff, das entleerte 1,85 %. Nach 17 Tagen hat ein Endosperm 43,2 % seines Gewichts und 16,0 % des Gesammtstickstoffs verloren.

Der Zuckergehalt nach der Inversion entspricht 0,7475 g CuO für die erste Kulturflüssigkeit und 0,930 g CuO für die zweite.

Versuch 105. *Triticum sativum.* 45 Endosperme an Gypssäulchen, Temperatur 25° C. 24. Juni: Beginn des Versuchs.

2. und 10. Juli wurde das Kulturwasser erneuert.

18. Juli: Ende des Versuchs; an der Peripherie der Endosperme sind alle Zellen entleert und nur kleine innere Zellengruppen enthalten noch Stärke.

Der Zuckergehalt beträgt:

	in der I. Flüssigkeit	in der III. Flüssigkeit
Nach Inversion . .	0,9475	1,265 g CuO
Vor Inversion . . .	0,7150	1,205 „ „
Differenz	0,2325	0,060 g CuO
In %	24,5 %	4,7 %

Versuch 106. *Secale cereale.* In beiden Kulturflüssigkeiten des Versuchs 17 (s. oben) wurde der Zuckergehalt bestimmt. Derselbe beträgt:

	in der I. Flüssigkeit	in der II. Flüssigkeit
Nach Inversion . .	1,0150	0,870 g CuO
Vor Inversion . . .	0,5375	0,765 „ „
Differenz	0,4775	0,105 g CuO
In %	47,0 %	12 %

Versuch 107. *Hordeum distichum.* In beiden Kulturflüssigkeiten des Versuchs 19 wurde die Zuckermenge bestimmt. Dieselbe betrug:

	in der I. Flüssigkeit	in der II. Flüssigkeit
Nach Inversion . .	0,382	0,9875 g CuO
Vor Inversion . . .	0,265	0,8965 „ „
Differenz	0,117	0,0910 g CuO
In %	30,6 %	9,2 %

Versuch 108. *Phoenix dactylifera.* Der Zuckergehalt der Kulturflüssigkeit im Versuch 23 beträgt:

Nach Inversion . 0,123 g CuO
Vor Inversion . . 0,120 „ „

Versuch 109. *Phoenix dactylifera.* In der Kulturflüssigkeit des Versuchs 24 beträgt der Zuckergehalt:

Nach Inversion . 0,317 g CuO
Vor Inversion . . 0,315 „ „

Versuch 110. *Vicia Faba.* In einer Hälfte der Kulturflüssigkeit des Versuchs 33 wurde der Zuckergehalt bestimmt:

Nach Inversion . 1,425 g CuO
Vor Inversion . . 1,260 „ „
Differenz 0,165 g CuO,

was 11,5 % der gesammten Zuckermenge beträgt.

In der anderen Hälfte wurden Gesammtstickstoff und Amidstickstoff bestimmt. Der erstere beträgt 0,0074 g und der letztere 0,0021 g.

Versuch 111. *Vicia Faba.* In beiden Kulturflüssigkeiten des Versuchs 34 wurden Zucker und Gesammtstickstoffgehalt bestimmt.

Es wurde gefunden:

		I. Flüssigkeit	II. Flüssigkeit
Gesammtstickstoff		0,0038	0,0093 g
Zucker:	Nach Inversion	0,4175	2,290 g CuO
	Vor Inversion	0,3150	2,237 „ „
	Differenz	0,1025	0,053 g CuO
	In %	24,5 %	2,3 %

Von 0,0093 g Gesammtstickstoffs in der zweiten Flüssigkeit stellen 0,072 g Admidstickstoffgehalt dar.

Versuch 112. *Phaseolus multiflorus.* Die Kotyledonen nebst den Stückchen von Achsentheilen (ca. 0,5 cm) auf Gypssäulchen, Temperatur 23° C. 10. Juni: Beginn des Versuchs.

22. Juni: Die Zellen der unteren Kotyledonenhälften sind fast entleert; das Kulturwasser wird erneuert.

6. Juli: Stärkeführende Zellen sind nur noch in den obersten Kotyledonentheilen vorhanden. In der einen Hälfte jeder Kulturflüssigkeit wurde Gesammt- und Amidstickstoff, in der anderen der Zucker bestimmt.

In der ersten Kulturflüssigkeit wurde 0,0114 g Gesammtstickstoff und 0,0068 g Amidstickstoff, in der zweiten 0,0098 g Gesammtstickstoff und 0,0051 g Amidstickstoff gefunden.

Der Zuckergehalt beträgt:

	I. Flüssigkeit	II. Flüssigkeit
Nach Inversion . .	1,485	0,5650 g CuO
Vor Inversion . .	1,305	0,4985 „ „
Differenz	0,180	0,0665 g CuO
In %	12,1 %	11,7 %



Versuch 114. *Dahlia variabilis.* Die Kulturflüssigkeit des Versuchs 59 ergab 0,120 g CuO vor und 0,123 g CuO nach der Inversion. Phosphorwolframsäure ergiebt einen Niederschlag; die Xanthoproteïnreaction erscheint sehr deutlich.

Versuch 115. *Dahlia variabilis.* Die Knollenscheiben ca. 1 cm lang und 0,6—0,8 cm im Durchmesser auf Gypssäulchen, Temperatur 27° C. 20. Mai: Beginn des Versuchs.

10. Juni wurde das Kulturwasser erneuert.

25. Juni: Ende des Versuchs. Die Sphärokrystalle des Inulins befinden sich nur in den oberen Theilen der Scheiben.

Zuckerbestimmung:	I. Flüssigkeit	II. Flüssigkeit
Nach Inversion. .	0,096	0,402 g CuO
Vor Inversion . .	0,097	0,400 „ „

Versuch 116. *Beta vulgaris.* Ca. 1,5 cm lang und 1 cm breite prismatische Wurzelstücke auf Gypssäulchen, Temperatur 20° C. 16. April: Beginn des Versuchs.

16. Mai: Ende des Versuchs. Die Zellen zeigen nur noch sehr schwache Rohrzuckerreaction. Es wurden 0,758 g CuO nach Inversion und 0,761 g CuO vor Inversion erhalten.

In den Endospermen der Gramineen und den Kotyledonen von *Phaseolus* und *Vicia*, die viel Stärke enthalten, beginnt der Uebertritt der stickstoffhaltigen Producte in's Wasser etwas später als die Stärkeauflösung, nämlich erst dann, wenn schon eine bedeutende Stärkemenge aufgelöst ist und das sich entleerende Organ fast die Hälfte seines Gewichtes, wie das die Versuche 103, 104, 110, 111 und 112 zeigen verloren hat.

Die quantitative Bestimmung einiger stickstoffhaltiger Producte wurde auf folgende Weise ausgeführt. In einem Theile der Flüssigkeit wurde der Gesammtstickstoff bestimmt, im anderen wurden die Eiweissstoffe nach Zusatz von etwas Alaunlösung zur Aufhebung der schädlichen Wirkung der Kali- und Natronphosphate mittelst Kupferoxydhydrat (nach Stutzer) gefällt und im Filtrate der Stickstoffgehalt bestimmt. Die Differenz im Stickstoffgehalt des ersten und zweiten Theiles der Flüssigkeit bedeutet den Eiweissstickstoff. In einer dritten Portion, die vorher mit Schwefelsäure angesäuert war, wurden alle Eiweissstoffe (d. h. Albuminstoffe und Peptone) und organische stickstoffhaltige Basen mit Phosphorwolframsäure

gefällt und dann wurde der Stickstoff der im Filtrate zurückgebliebenen Amidoverbindungen, wie auch bei den übrigen Fällen, nach der Kieldahl'schen Methode bestimmt. Die Differenz zwischen den Stickstoffmengen im Filtrate von erster Portion und in demjenigen von zweiter Portion ergiebt die Summe des Stickstoffs der Peptone und Basen. Da aber die Menge der letzteren sehr gering ist, so kann man die gefundene Stickstoffmenge ohne grosse Fehler als Peptonstickstoff annehmen.

Der Nachweis der Eiweissstoffe in den Kulturflüssigkeiten wurde auf folgende Weise geführt:

1. Beim Kochen der Flüssigkeiten mit mehreren Tropfen Essigsäure bildete sich ein mehr oder weniger bedeutender flockiger Niederschlag bei *Zea Mays*, *Triticum sativum*, *Phaseolus multiflorus*, *Dahlia variabilis*, *Beta vulgaris* und *Phoenix dactylifera*.

2. Essigsäure und einige Tropfen Ferrocyankaliumlösung ergaben in diesen Kulturflüssigkeiten einen weissen flockigen Niederschlag.

3. Mit einigen Tropfen starker Salpetersäure versetzt und erhitzt färbten sich die entstandenen Niederschläge gelb und auf nachherigen Zusatz von Ammoniak oder Aetznatron im Ueberschuss orangeroth (Xanthoproteïnreaction).

Nach Entfernung aller Eiweissstoffe nach der Stutzer'schen Methode waren die Peptone (oder andere ihnen nahestehende Substanzen) noch in der Kulturflüssigkeit geblieben, denn mit Natronlauge im Ueberschuss und sehr wenig verdünnter Kupfersulfatlösung versetzt, entstand schon in der Kälte eine purpurrothe Färbung (Biuretreaction), ebenso ergaben Essigsäure und Ferrocyankalium in derselben Flüssigkeit keinen, dagegen Phosphorwolframsäure den bekannten voluminösen Niederschlag.

Nach der Entfernung aller Eiweissstoffe wurde im Filtrate durch Quecksilberoxydulnitrat ein mehr oder weniger voluminöser Niederschlag hervorgerufen, was auf das Vorhandensein von Amiden in in der Flüssigkeit hinweist. Der chemische Charakter derselben konnte jedoch mit Ausnahme von Asparagin bei *Lupinus albus* wegen der zu geringen Menge nicht bestimmt werden.

Ammoniak war in den Kulturflüssigkeiten nicht nachweisbar, nur in manchen Fällen beobachtete ich mit Nessler'schem Reagenz eine ganz schwache Färbung.

Wenn man stickstoffhaltige Producte, die bei der Entleerung der verschiedenen Reservestoffbehälter in's Kulturwasser hinein-

gelangen, vergleicht, so findet man, dass es zwei verschiedene Typen von Reservestoffbehältern giebt und dass diese beiden durch Uebergangsformen untereinander verbunden sind. Bei den Endospermen der Gramineen überwiegen im Beginn und in der Mitte der Entleerung die Eiweissstoffe und Peptone, und nur am Ende erscheinen Amidoverbindungen in grosser Menge. So machen bei *Zea Mays* im Versuch 102 die Amide nach neun Tagen von Anfang des Versuchs an gerechnet 22 %, nach 13 Tagen 39,2 % und nach 17 Tagen 54,8 % des Gesammtstickstoffs aus. Für *Triticum sativum* betragen im Versuch 103 die Amide nach 20 Tagen 13,1 %, nach 28 Tagen 44,2 %; ebenso im Versuch 105 nach acht Tagen 24,2 % des Gesammtstickstoffs.

Wie oben bemerkt, beginnt der Austritt des Stickstoffs bei den Gramineen später als die Stärkeauflösung und der Uebertritt der dabei entstandenen Zuckerarten, wie aus dem Procentgehalt an Stickstoff in den sich entleerenden Endospermen in verschiedenen Zeiträumen hervorgeht. So beträgt z. B. im Versuch 98 der Stickstoffgehalt des frischen Endosperms 1,86 % und nach 21 Tagen 2,65 % des Trockengewichts. Im Versuch 99 ist der Stickstoffgehalt nach 19 Tagen von 2,05 % auf 2,18 %, im Versuch 101 nach 14 Tagen von 1,56 % auf 1,62 % gestiegen. Diese Erscheinung zeigt sich bei *Triticum sativum* noch deutlicher: Im Versuch 103 nach 28 Tagen hat sich der Stickstoffgehalt von 1,29 % auf 2,40 % und im Versuch 104 nach 17 Tagen von 1,29 % bis 1,95 % vergrössert. In beiden Versuchen ergiebt sich für den Stickstoffverlust eine kleinere Procentzahl als für den gesammten Gewichtsverlust, aber diese Differenz ist für eine kürzere Zeit bedeutender als für eine längere. So beträgt im Versuch 104 nach 17 Tagen der gesammte Gewichtverlust 43,2 % und Stickstoffverlust 16 %, dagegen im Versuch 103 nach 28 Tagen der Gewichtverlust 80,2 %, der Stickstoffverlust 63,2 %.

In den Entleerungsproducten der Kotyledonen von *Lupinus albus*, die zum anderen Typus der Reservestoffbehälter gehören, sind keine Peptone und Eiweissstoffe vorhanden, sondern dieselben sind durch Amidoverbindungen ersetzt. Diese beiden Typen von Reservestoffbehältern sind durch Uebergangsformen verbunden; zu diesen gehören die Kotyledonen von *Phaseolus multiflorus* und *Vicia Faba*, ebenso Rhizome von *Curcuma Amada* und Wurzeln von *Beta vulgaris*, bei denen sich in der Kulturflüssigkeit neben Amiden auch Eiweissstoffe befinden.

Eiweissstoffe und also in den Entleerungsproducten einiger Reservestoffbehälter zweifellos vorhanden und es ist anzunehmen, dass sich der Übergang derselben in das Kulturwasser diosmotisch vollzieht. Zwar sind Fälle einer unmittelbaren Diosmose von Eiweissstoffen durch Membranen nicht bekannt, und die Versuche von Detmer[1]) zeigen, dass dieselben unfähig sind durch Pergamentpapier hindurchzuwandern; dagegen haben aber Kühne[2]) und Fick[3]) gezeigt, dass Eiweissstoffe durch thierische Membranen in kleiner Menge diosmiren können. Nägeli[4]) fand, dass Presshefe, wenn sie keine Gährung bewirkt, in alkalischen Lösungen und bei energischer Gährung auch in schwach sauren Flüssigkeiten Eiweissstoffe ausscheidet. Obgleich demnach bisher keine Beweise für die directe Diosmose von Eiweissstoffen durch pflanzliche Membranen vorhanden sind, ist die Annahme einer solchen doch nicht ausgeschlossen, besonders seitdem Schmidt[5]) zweifellos angezeigt hat, dass die Fette pflanzliche Membranen passiren können.

Die Anwesenheit von Peptonen in den Entleerungsproducten kann nicht verwundern, da ja schon lange Gorup-Besanez[6]), Van der Harst[7]) und Schulze[8]) in jungen Keimlingen verschiedener Pflanzen ein Ferment gefunden haben, das Eiweissstoffe in Peptone verwandelt. Es ist bemerkenswerth, dass Gorup-Besanez kein peptonisirendes Ferment in Lupinenkeimlingen entdeckt hat und steht dies in Zusammenhang mit der Thatsache, dass in deren Entleerungsproducten nur ausschliesslich Amide vorhanden sind. Ebenso haben Schulze und Barbieri die Peptone nur in den Lupinenkeimlingen gefunden, in deren Geweben sie wahrscheinlich gebildet waren. Green[9]) betont dagegen, dass er in Samen von *Lupinus hirsutus* ein Ferment gefunden habe, welches die Proteïnstoffe des Samens allmählich in Albumin oder Parapepton, Pepton und krystallinische Amide verwandelt, und dass der Stickstoff in Form dieser letzteren aus den Kotyledonen in die Keimlinge übergeht.

---

1) Physiologie des Keimungsprocesses, p. 382.
2) Physiologische Chemie, 1866, p. 49.
3) Physiologie des Menschen, 1860, p. 406.
4) Theorie der Gährung, p. 97 u. 105.
5) Flora 1891, p. 300.
6) Ber. d. chemischen Gesellsch., Bd. 7, 1874, p. 1478 und Bd. 8, 1875, p. 1510.
7) Chem. Centralbl. 1878, p. 279.
8) Landw. Jahrb., Bd. 9, 1880, p. 10.
9) Proceeding Roy. Soc. London, vol. 41, 1886, p. 466.



Aus den früheren Angaben über die Entleerungsproducte geht zweifellos hervor, dass die Kohlehydrate, die in Reservestoffbehältern der ersten Gruppe aufgespeichert sind, die Eiweissstoffe von der Zerstörung bei der Entleerung und der damit verbundenen Athmung decken. In den Reservestoffbehältern der zweiten Gruppe, bei denen Kohlehydrate nur in geringer Menge vorhanden sind, vollzieht sich dagegen eine vollkommene Zerstörung der Eiweissstoffe und dabei werden die Amide gebildet.

V. Die Wiederanhäufung der Reservestoffe in den Zellen der Reservestoffbehälter.

Die Möglichkeit einer Wiederanfüllung von schon entleerten Reservestoffbehältern hat eine grosse Bedeutung für die Lösung der Frage, ob die Reservestoffbehälter nach ihrer Entleerung noch leben und zu physiologischen Leistungen befähigt sind oder nicht.

Der experimentellen Lösung dieser Frage stellen sich aber einige Schwierigkeiten in den Weg. Abgesehen davon, dass nur in seltenen Fällen die Entleerung des Reservestoffbehälters soweit fortgeschritten ist, dass jede neue Wiedereinlagerung von Reservestoffen in den entleerten Zellen merklich wird, ist es sehr schwierig, die Kulturen ganz keimfrei zu halten.

Die ersten Versuche wurden mit Endospermen von Mais angestellt. Fast ganz entleerte Endosperme, die nur noch sehr kleine Gruppen stärkeführender Zellen in den mittelsten Theilen enthielten, wurden auf Gypssäulchen in Zuckerlösungen gestellt. Dazu diente ein Gemisch 5% Rohrzucker und 3% Dextrose, 4% Rohrzucker und 4% Dextrose, 3% Rohrzucker und 5% Dextrose; ebenso Rohrzucker allein in 7%, 10% und 12% Lösung. Die Versuchsdauer war 8—15 Tage. In keinen von diesen Endospermen konnte ich eine Neubildung von Stärke beobachten. Es wurden acht solche Versuche gemacht und alle ergaben ein negatives Resultat.

Gleiche Versuche wurden auch mit Rhizomen von *Iris germanica* und *Curcuma Amada* angestellt.

Versuch 117. *Iris germanica*. Die Stücke des Rhizoms, das mehrere etiolirte Blätter entwickelt hatte und keine Stärke mehr enthielt, wurden an Gypssäulchen angesetzt und in Knop'sche Lösung (1 : 1000) bei 25° C. in's Dunkle gestellt. Nach zwei

Tagen wurden sie in eine Lösung von 5 % Dextrose und 5 % Rohrzucker gebracht und weiter im Dunkelzimmer bei 15—19° gehalten. Nach zehn Tagen wurden in den unteren dem Gyps zunächt liegenden Zellenschichten sehr viel kleine Stärkekörner gefunden, die sich mit Jod violett färbten.

Versuch 118. *Iris germanica.* Kleine ca. 0,5 cm lange und 0,8 cm im Durchmesser haltende Rhizomstücke wurden an Gypssäulchen angesetzt und in Wasser bei 25° C. im Dunkeln stehen gelassen. Nach 25 Tagen war die Stärke in den untersten und obersten Zellenschichten ganz verschwunden und in mittleren stark vermindert. Die Rhizome wurden in Lösung von 5 % Dextrose + 5 % Rohrzucker + 0,2 % Knop'scher Lösung gebracht. Nach zwölf Tagen wurden in den unteren Zellenschichten viele kleine, sich mit Jod schwach färbende Stärkekörnchen gefunden.

Versuch 119. *Curcuma Amada.* Kleine Rhizomstücke wurden an Gypssäulchen gesetzt und in Wasser bei 25° C. im Dunkelzimmer gehalten. Nach 27 Tagen, nachdem die Stärke fast in allen Zellen verschwunden war, wurden sie in Lösung von 5 % Dextrose + 5 % Rohrzucker + 0,2 % Knop'scher Lösung gebracht und bei Zimmertemperatur im Dunkeln stehen gelassen. Nach zwölf Tagen fand sich eine grosse Menge von kleinen Stärkekörnchen in den unteren Zellenschichten.

Diese Resultate zeigen, dass die Zellen der entleerten Rhizome zur Neubildung der Stärke aus von aussen dargebotenem Zucker befähigt sind. Ganz gleiche Resultate gaben Zwiebeln und Kotyledonen, wie aus folgenden Versuchen hervorgeht.

Versuch 120. *Hyacinthus orientalis.* Zwiebeln, bei denen Zwiebelkuchen und Achsentheile abgetrennt waren, wurden auf Gypssäulchen gebracht und in's Wasser gestellt. Nach 38 Tagen enthielten nur die drei äusseren Zwiebelschuppen eine kleine Menge von Stärke, die drei inneren waren ganz stärkefrei. Die Zwiebeln wurden in Lösung von 5 % Dextrose + 5 % Rohrzucker + 0,1 % Knop'scher Lösung gestellt. Nach sechs Tagen waren in den unteren Zellen der inneren Schuppen sehr kleine Stärkekörner, die sich mit Jod schwach violett färbten, sichtbar. Nach vier Tagen wurden schon bedeutend grössere und sich intensiver färbende Stärkekörner bemerkt.

Versuch 121. *Hyacinthus orientalis.* Nachdem die Zwiebeln ohne Zwiebelkuchen und Achsentheile nach 37 Tagen ganz stärkefrei geworden waren, wurden dieselben in 10% Rohrzuckerlösung und 0,1% Knop'scher Lösung gebracht, worauf nach zwölf Tagen eine bedeutende Neubildung von Stärke eingetreten war.

Versuch 122. *Hyacinthus orientalis.* Die Zwiebelschuppen, welche nach 33 Tagen vom Beginn des Versuchs ab fast alle Stärke verloren hatten, wurden in 10% Rohrzuckerlösung, zu der 0,1% Knop'scher Lösung zugesetzt war, gestellt und zeigten nach zwölf Tagen eine bedeutende Neubildung von Stärke.

Versuch 123. *Allium Cepa.* Abgetrennte Zwiebelschuppen wurden mit ihrer Basis auf Gypssäulchen gebracht und in Wasser gestellt. Nachdem die Glukose nach 22 Tagen in den Zellen fast verschwunden war, wurden sie in 7% Dextroselösung gebracht. Nach fünf Tagen rief Fehling'sche Lösung einen bedeutenden Kupferoxydulniederschlag in den Zellen der Zwiebelschuppen hervor, was eine Anhäufung von Glucose in denselben beweist.

Versuch 124. *Allium Cepa.* In kleinen Zwiebeln ohne Zwiebelkuchen und Achsentheile war fast alle Glukose in den inneren Schuppen nach 27 Tagen verschwunden. Nachdem diese Zwiebeln in 10% Rohrzuckerlösung gestellt waren, ergaben sie bei der Prüfung nach sieben Tagen einen sehr kleinen Kupferoxydulniederschlag. Nach weiteren sechs Tagen war dieser Niederschlag grösser, aber weit geringer als im Versuch 123.

Versuch 125. *Allium Cepa.* Kleine Zwiebeln ohne Zwiebelkuchen und Achsentheile entleerten sich während 27 Tagen und nachdem in ihren Zellen nur noch ein minimaler Kupferoxydulniederschlag entstand, wurden sie in 12% Rohrzuckerlösung gebracht. Nach 16 Tagen erhielt man einen Niederschlag, der grösser als im Versuch 124, aber weit geringer als im Versuch 123 war.

Bei allen diesen Versuchen zeigten die schon entleerten Zwiebelschuppen einen geringen Turgor ihrer Zellen, der sich vergrösserte, sobald die Glukose in den Zellen wieder angehäuft war. Auch geht aus denselben hervor, dass die Wiederanfüllung der Schuppen sich bei Darbietung von Rohrzucker weit langsamer vollzieht.

Gleiche Versuche wurden auch mit entleerten Kotyledonen von *Phaseolus multiflorus* und *Lupinus albus* gemacht.

Versuch 126. *Phaseolus multiflorus.* Die Kotyledonen mit Stückchen von Achsentheilen wurden auf Gypssäulchen so angesetzt, dass die Achsentheile und Kotyledonenbasen eingegypst waren. Nach 22 Tagen waren sie fast ganz stärkefrei und wurden dann in eine Lösung von 5 % Dextrose + 5 % Rohrzucker + 0,1 % Knop'scher Lösung gestellt. Nach vier Tagen erschienen in den unteren Kotyledonentheilen sehr kleine Stärkekörner, die sich mit Jod violett färbten, und nach weiteren vier Tagen waren solche kleine Stärkekörner in allen Theilen der Kotyledonen, am meisten aber in ihren unteren Theilen zu finden.

Als Hauptproduct bei der Entleerung der Kotyledonen von *Lupinus albus* erscheint Asparagin und als Zwischenproduct Stärke. Die letztere bildet eine kleine Menge Zucker, die neben dem Asparagin in's Kulturwasser übertritt. Zur Wiederanfüllung der Kotyledonenzellen diente in meinen Versuchen Asparagin und Zucker, dazu noch Mineralsalze.

Versuch 127. *Lupinus albus.* Nach 29 Tagen vom Beginn des Versuchs gerechnet, enthalten die Kotyledonen in ihren unteren Theilen ganz entleerte Zellen, in den mittleren Theilen — sehr wenig in den oberen Theilen — viel Stärke und ziemlich viel Proteïnsubstanzen. Die Gypssäulchen mit den Kotyledonen wurden in Lösung von 5 % Rohrzuckerlösung + 2 % Dextrose + 2 % Asparagin + 0,05 % Mineralsalze (nach Knop) gebracht, und nach 7 Tagen konnten in den unteren Kotyledonentheilen eine grosse Menge von sehr kleinen Stärkekörnern beobachtet werden; in den mittleren Theilen zeigten sich weder Stärke noch Proteïnstoffe; in oberen Theilen eine ziemlich grosse Menge von Proteïnstoffen, hier und da auch Stärke.

Versuch 128. *Lupinus albus.* Nach 30 Tagen von Beginn des Versuchs ab enthalten die Kotyledonen in ihren unteren Theilen weder Stärke noch Proteïnstoffe; in den oberen nur sehr wenig Stärke und fast keine Proteïnstoffe. Die Gypssäulchen mit den Kotyledonen wurden in Lösung von 4 % Rohrzucker + 3 % Dextrose + 1,5 % Asparagin + 0,1 % Mineralsalze gestellt. Nach 10 Tagen war eine bedeutende Menge von kleinen Stärkekörnern in den unteren, dem Gyps anliegenden Zellenschichten, dagegen keine Zunahme von Proteïnstoffen bemerkbar.

Die Zellen der Kotyledonen von *Lupinus albus* sind also zur Neubildung von Stärke, aber nicht von Proteïnstoffen fähig. Allein

man kann nicht nur durch mikrochemische Reactionen diese Frage entscheiden. Denn diese erlauben bei kleinen Mengen von Stoffen keinen quantitativen Unterschied festzustellen. Die Stickstoffbestimmung in den Kotyledonen am Anfang und am Ende des Versuchs lässt diese Differenz ganz deutlich hervortreten, aber die Stickstoffbestimmung ist unter den Bedingungen des Versuchs sehr umständlich. Ich habe auf diesem Wege versucht der Lösung dieser interessanten Frage näher zu kommen.

Versuch 129. *Lupinus albus.* 120 Kotyledonen wurden in vier Gruppen von je 30 Kotyledonen vertheilt, die bei 23° C. in's Dunkele gestellt wurden. 16. Juni: Beginn des Versuchs.

6. Juli: In den Kotyledonen einer Kultur wurde der Gesammt- und Amidstickstoff bestimmt. Die Kotyledonen der zweiten Kultur wurden in destillirtes Wasser, das Mineralsalze (1 : 1000) enthielt, die der dritten in Lösung von 2 % Asparagin + 3 % Rohrzucker + 2 % Dextrose + 0,1 % Mineralsalze, die der vierten in Lösung von 0,1 % NH_4NO_3 + 3 % Rohrzucker + 3 % Dextrose + 0,1 % Mineralsalze gebracht.

18. Juli: Ende des Versuchs. In den Kotyledonen jeder einzelnen Kultur wurden der Gesammt- und der Amidstickstoff bestimmt.

Trockengewicht der 30 frischen Kotyledonen 3,840 g
Gesammtstickstoff derselben . . . . . . 0,3405 g

	I. Kultur	II. Kultur	III. Kultur	IV. Kultur
Trockengewicht	1,290	1,040	1,240	1,250
Gesammtstickstoff	0,082	0,059	0,086	0,082
Amidstickstoff	0,054	0,037	0,052	0,049
Eiweissstickstoff	0,028	0,022	0,034	0,033

Die Differenz zwischen dem Gesammtstickstoff und dem Amidstickstoff, also die Menge an Eiweissstickstoff, ist für alle Kulturen fast dieselbe, so dass man von Anhäufung von Eiweissstoffen innerhalb der entleerten Zellen nicht sprechen kann. Leider konnte ich nicht noch weitere Versuche bei verschiedenen Temperatur- und Lichtbedingungen herstellen, doch scheinen die Kotyledonen von *Lupinus*, für die Lösung der Frage über die Regeneration der

Eiweissstoffe aus dem Asparagin besonders geeignete Objecte zu sein, falls sie überhaupt zu einer solchen Regeneration fähig sind.

Aus den oben angeführten Versuchen folgt zweifellos, dass Rhizome, Zwiebelschuppen und Kotyledonen in ihren Zellen die Stärke aus dargebotenem Zucker bilden können. Es ist aber eine andere Frage, ob diese Stärkeneubildung bis zur endlichen vollen Anfüllung der Zellen mit Stärke fortschreiten kann. Eine bestimmte Antwort darauf lässt sich wegen der experimentellen Schwierigkeiten nicht geben. Da diese Frage aber mehr die quantitative als die qualitative Seite der Erscheinung betrifft, ist kein Grund zu der Annahme vorhanden, dass nicht bei besseren Methoden diese Objecte bis zur vollen Wiederanfüllung gebracht werden könnten, wie z. B. die Zwiebelschuppen von *Allium Cepa* nach ihrer Wiederanfüllung fast dieselbe Menge von Glukose enthielten, wie vor der Entleerung.

Während nun alle letztgenannten Reservestoffbehälter zur Wiederanhäufung von Reservestoffen mehr oder weniger befähigt sind, zeigen die Endosperme von Mais diese Eigenschaften nicht und es folgt daraus, dass Endosperme in ihren physiologischen Leistungen von den übrigen Reservestoffbehältern abweichen. Man ist geneigt daran zu denken, dass die Wiederanfüllung nicht so leicht eintritt in Organen, die mit ihrer Entleerung auch ihre Rolle als lebende Glieder der Pflanze ausgespielt haben. Mit der Veränderung der anatomischen Structur werden bei den Endospermen auch ihre physiologischen Leistungen weniger mannigfaltig, und stellen sie in dieser Hinsicht mehr typische Reservestoffbehälter vor.

Mit der Frage über die Entleerung und die physiologischen Functionen der Kotyledonen steht diejenige über die selbstständige Abführung der Assimilationsproducte aus den Blättern in Zusammenhang. Versuche mit Blättern, die in einer kohlensäurereichen Atmosphäre assimilirten, ergaben kein bestimmtes Resultat, vielleicht wegen der zu kurzen Dauer des Versuchs (2—3 Tage), ein besseres Resultat dagegen gaben die Kotyledonen von *Lupinus albus*, wie aus folgenden Versuchen ersichtlich.

Versuch 130. *Lupinus albus*. Fünfzehn Kotyledonen an Gypssäulchen. 15. Mai: Beginn des Versuchs.

2. Juni: In den unteren Theilen der Kotyledonen sind Stärke und Proteïnstoffe verschwunden; in oberen sehr

bedeutend vermindert. Die Kulturflüssigkeit reducirt nach der Inversion Fehling'sche Lösung sehr schwach, so dass eine quantitative Zuckerbestimmung nicht ausgeführt werden konnte. Die Gypssäulchen mit den Kotyledonen werden in neues Wasser gebracht und dem Licht ausgesetzt.

13. Juni: Die Kotyledonen sind ergrünt und sehen ganz normal und gesund aus. Während die Proteïnstoffe in den Zellen ganz verschwunden sind, befinden sich überall grosse Mengen von kleinen Stärkekörnchen.

Nach dem Einengen wurde in der Kulturflüssigkeit folgende Zuckermenge gefunden:

Vor Inversion . . 0,510 g CuO
Nach Inversion . 0,504 „ „

Versuch 131. *Lupinus albus.* Zwei Kulturen je 20 Kotyledonen. 23. Juni: Beginn des Versuchs.

12. Juli: Die Gypssäulchen mit Kotyledonen werden in neues Wasser gestellt und eine Kultur bleibt am Licht, die andere im Dunkeln stehen.

19. Juli: Die Flüssigkeit der Dunkelkultur reducirt Fehling'sche Lösung fast gar nicht, dagegen ergab die Flüssigkeit der Lichtkultur nach Inversion 0,458 g CuO.

Versuch 132. *Lupinus albus.* Kotyledonen auf Glasnadeln, wie im Versuch 32. 6. Juli: Beginn des Versuchs.

19. Juli: Die Kulturflüssigkeit reducirt Fehling'sche Lösung sehr schwach. Das Kulturwasser wird erneuert und die Kultur dem Licht ausgesetzt.

26. Juli: Die Kotyledonen sind ergrünt und enthalten viele kleine Stärkekörnchen. Die Kulturflüssigkeit ergab 0,284 g CuO.

Es ist also zweifellos, dass die ziemlich bedeutende Zuckermenge in den Flüssigkeiten der Lichtkulturen der Anhäufung von Stärke in den Zellen der Kotyledonen zugeschrieben werden muss, die sich dann auflöste und deren Auflösungsproducte in's Kulturwasser herübertraten. Ob diese Erscheinung sich auch bei

anderen Reservestoffbehältern (mit Ausnahme von Endospermen) und bei Blättern beobachten lässt, bleibt noch zu entscheiden, da das thatsächliche Material dazu nicht genügend ist. Allerdings zeigt der Uebertritt der Assimilationsproducte aus den Zellen in das sie umgebende Wasser, dass die selbstthätige Entleerung der Reservestoffbehälter nur einen besonderen Fall der regulatorischen Thätigkeit des Protoplasmas vorstellt.

Die grünen Halbschmarotzer.

I. *Odontites*, *Euphrasia* und *Orthantha*.

Von

E. Heinricher.

Mit Tafel I.

Einleitung.

Meine Untersuchungen an *Lathraea*[1]) haben mir eine Reihe von Fragen rücksichtlich der grünen Halbschmarotzer nahe gelegt, welche mich bewogen, auf breiter Basis Kulturversuche mit solchen im Frühjahre 1895 einzuleiten. In diese wurden sowohl die parasitischen Rhinanthaceen als auch die Santalaceen einbezogen. Vielfach verunglückten die unzähligen Aussaaten oder gaben doch nur lückenhafte Ergebnisse, so dass ich in der vorliegenden Abhandlung nur die im Laufe der Jahre 1895 und 1896 mit der Gattung *Euphrasia*, im Umfange der älteren Systematiker oder mit den Gattungen *Odontites*, *Euphrasia* und *Orthantha* der neueren Nomenclatur erzielten Ergebnisse bespreche, während weitere Rhinanthaceen und die Santalaceen in späteren Veröffentlichungen zur Sprache kommen dürften.

Die grundlegenden Untersuchungen über die grünen Rhinanthaceen von Koch[2]) erfahren durch meine Studien theils eine Bestätigung, theils eine Erweiterung.

---

1) Biologische Studien an der Gattung *Lathraea* (I. Mittheilung). Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. CI, Abth. I, 1892. — Biologische Studien an der Gattung *Lathraea*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XI, 1893. — Die Keimung von *Lathraea*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XII, 1894. — Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten (*Lathraea Clandestina* Lam. und *L. Squamaria* L.), Breslau 1895, J. U. Kern's Verlag.

2) Zur Entwickelungsgeschichte der Rhinanthaceen. I. *Rhinanthus minor* L., II. *Euphrasia officinalis* L. In Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik; I. 1889, Bd. XX, II. 1891, Bd. XXII.

Die in den ersten Abschnitten behandelten Fragen wurden schon in der Sitzung (vom 25. Februar 1896) des naturwissenschaftlich-medicinischen Vereins zu Innsbruck besprochen und in seinen Berichten dann auszugsweise mitgetheilt[1]). Wenige Tage darauf hatte von Wettstein die Freundlichkeit, seine „Monographie der Gattung *Euphrasia*"[2]) zu übersenden. Obzwar in derselben zum Theil die gleichen biologischen Fragen ihre Erörterung finden und zum Theil die gleichen Schlusssätze aufgestellt werden, zu denen auch mich meine Untersuchungen geführt haben, so halte ich doch die Veröffentlichung der letzteren umsoweniger für überflüssig, als die Ergebnisse sich theils widersprechen, theils, wo sie äusserlich übereinstimmen, die Wettstein'sche Beweisführung nicht einwurfsfrei und beweisend ist.

I. Erfolgt die Keimung der Samen unabhängig von einer chemischen Reizung durch eine Nährwurzel oder anderes lebendes Gewebe?

Die hier vorangestellte Frage hat Koch auf Grund seiner Versuche für *Rhinanthus* und *Euphrasia* verneint. Die Versuchsanstellung blieb für beide Pflanzen die gleiche; ich berichte daher nur kurz das Wesentliche nach dem Originaltext der Koch'schen Abhandlung über *Rhinanthus*. Er sagt: „Im Juni 1887 wurden die kurz vorher gesammelten Samen von *Rhinanthus minor* folgendermassen ausgesäet: Sechs Töpfe mit humoser Erde erhielten nur die Samen der Versuchspflanze. In sechs weitere Töpfe kamen gleichzeitig Gras- und *Rhinanthus*-Samen, sechs andere Töpfe endlich wurden mit einer alten Grasnarbe bepflanzt, auf welche die Samen des Parasiten Aussaat fanden. Im Laufe des Jahres keimte nun überhaupt keine der Versuchspflanzen. Erst im nächsten Frühjahre fand die Keimung statt und zwar bei sämmtlichen Kulturen so reichlich, dass nur wenige der ausgesäeten Samen ausgeblieben sein können. Besonders in den Töpfen ohne Wirthspflanzen zählten die Keimlinge nach Hunderten.

Von demselben Saatmaterial wurde nun Ende April 1888 eine neue Aussaat gemacht. Bis Mitte Juli war dieselbe ohne Erfolg.

---

1) XXII. Jahrg.. Innsbruck 1896, p. XXV.

2) Leipzig, W. Engelmann, 1896.

Die Samen von *Rhinanthus* sind bezüglich ihrer Keimung somit von der Nährpflanze unabhängig, sie bedürfen dagegen entweder eines langen Liegens im Boden, oder sie keimen, und das scheint das Wahrscheinlichere zu sein — nur im ersten Frühjahre. Sicher lässt sich letzteres erst an dem Schicksal der neuen Aussaaten feststellen. Jedenfalls erklären die Saatversuche bereits, weshalb verschiedene der oben genannten Forscher zu einem negativen Ergebniss gelangten."

Koch hatte also erwiesen, dass die Samen von *Rhinanthus* und ebenso jene von *Euphrasia*, im Gegensatz zu denjenigen der *Orobanchen*, in ihrer Keimung von einer Nährpflanze unabhängig sind. Aber die Frage, ob die Keimung von *Rhinanthus* und *Euphrasia* auch thatsächlich ohne eine chemische Reizung durch ein lebendes Gewebe erfolge, erschien mir durch die Koch'schen Kulturen noch nicht erbracht. Die Aussaat der Samen erfolgte in der ersten seiner Versuchsreihen zwar ohne eine andere beigegebene Wirthspflanze oder Samen einer solchen, aber stets wurden zahlreiche Samen des Parasiten in Dichtsaat ausgesäet. Sollte es nicht möglich sein, dachte ich mir, dass ein Same das Leben im Nachbarsamen spürt und so gegenseitige Reizung eintritt? Die Entbehrlichkeit einer chemischen Reizung durch lebendes Gewebe bei der Keimung wäre erst dann völlig erwiesen, wenn einzelne, in gesonderte Töpfe ausgelegte Samen ebenfalls zur Keimung schreiten würden[1]).

---

1) In der Abhandlung: „Die Keimung von *Lathraea*" (l. c., p. 126) gelangte ich zu dem Ergebniss, dass die Samen von *Lathraea*, sowie jene von *Orobanche* nur bei Anwesenheit einer Nährpflanze keimen. In der That ergaben meine Kulturen Keimungsresultate nur unter den bezeichneten Bedingungen, die Aussaaten in Humus ohne Wirthspflanze blieben erfolglos. Ich stehe nicht an zu erklären, dass ich diesen Ausspruch noch nicht als mit voller Sicherheit erwiesen betrachte. Dies deshalb, weil nicht in allen Fällen bei den Revisionen die volle Zahl der ausgelegten Samen vorgefunden wurde. Es ist denkbar, dass ein fehlendes Samenkorn durch Verwesung (bei eventuell vorangegangener Verletzung durch die thierischen Bewohner des Kulturbodens) zu Grunde ging, aber auch nicht ausgeschlossen, dass Keimung stattgefunden hätte, der Keimling aber mangels eines Wirthes bald zu Grunde gegangen wäre. Ich halte es für möglich, dass auch bei *Lathraea* Keimung von Samen bei Dichtsaat, ja vielleicht sogar bei Aussaat isolirter Samen eintreten könnte. Die Schwierigkeiten bei dieser Pflanze zu voller Sicherheit zu gelangen, sind ja bei der unterirdischen Entwickelung keine geringen.

Um die Sache nachzuprüfen, wurden im Sommer 1896 geerntete neun Samen von *Clandestina* in ausgekochter Erde nebeneinander ausgelegt. Bei der Revision am 1 October d. gl. J. fand ich einen Keimling vor, allerdings angeheftet an ein etiolirtes,

Die diesbezüglichen Versuche wurden mit *Odontites Odontites* L. (Wettst.) *(Euphrasia Odontites)* durchgeführt; ich will sie kurz skizziren, weil sie lehrreich sind und zeigen, wie sehr man mit voreiligen Schlüssen zurückhalten muss.

1. Versuch. Aussaat am 2. März 1895, in Gartenerde. Fünf Töpfe wurden mit je einem Samen beschickt[1]). — Während gleichzeitig angelegte Kulturen, wo zahlreiche Samen einerseits in Dichtsaat ohne Wirth, andererseits mit Samen von *Festuca ovina* als Wirthspflanze ausgesäet worden waren, um Mitte April reichlich Keimlinge enthielten, gelangten die fünf einzeln gebauten Samen nicht zur Keimung.

2. Versuch. Anbau am 3. Mai 1895. Zehn Töpfchen wurden mit je einem Samen von *Odontites Odontites* beschickt. Signirt: E. O. a_1—a_{10}. — Fünf Töpfchen mit je zwei Samen, nebeneinander ausgelegt, beschickt. Signirt: E. O. b_1—b_5. — Fünf Töpfchen mit je drei Samen beschickt. Signirt: E. O. c_1—c_5.

Keimungsresultat: Serie I. Am 1. Juni in a_7 ein Keimpflänzchen. Die Frage erschien damit entschieden; aber am 28. Juni kam im selben Topf ein zweiter Keimling zum Vorschein und damit gewann die Sache ein anderes Bild. Hier waren durch Versehen an der zur Uebertragung benutzten Bleistiftspitze zwei Samen haften geblieben.

Serie II. In b_2 und b_5 am 1. Juni je ein Keimling vorhanden, in b_2 erscheint am 3. Juni ein zweiter; in b_1 keimen beide Samen am 5. Juni aus.

Serie III. In c_3 erscheint am 2. Juni ein Keimling, am 12. Juni folgen zwei nach; am 7. Juni ein Keimling in c_4.

Das Ergebniss des ganzen Versuches war mithin kein entscheidendes, einerseits fällt zwar auf, dass auch in den mit zwei und drei Samen beschickten Töpfen vielfach keine Keimung eintritt, andererseits befremdet, dass gerade in a_7, wo durch Versehen zwei Keimlinge ausgelegt wurden, Keimung stattfand.

---

noch vollends unter der Erde geborgenes Keimpflänzchen einer lignosen Pflanze, die aus einem Samen hervorgegangen war, dessen Leben das Auskochen der Erde nicht zu zerstören vermocht hatte. Vorläufig also ein Ergebniss, das wieder im Sinne der nothwendigen Anwesenheit einer Nährpflanze für die Keimung spricht.

1) Die Töpfchen kamen in Zinktassen, da, um das Fortschwemmen der kleinen Samen zu verhüten, die Wasserzufuhr nur von unten erfolgen durfte.

3. Versuch. Aussaat am 27. Mai 1895. Der in acht Serien mit zusammen 34 Töpfchen angestellte Versuch bleibt erfolglos. Am 24. Juli waren noch nirgends Keimpflänzchen vorhanden. Die Samen wurden auf eine ausgekochte, fettige Lehmerde ausgesäet, die offenbar zu cohärent war, um von den zarten Keimlingen durchbrochen zu werden.

4. Versuch. Aussaat am 5. Juli 1895 in ausgekochtem Flusssand. Zehn Töpfchen wurden beschickt mit je einem Samen von *Odontites Odontites*. Signirt: E. O. A_1—A_{10}. — Fünf Töpfchen mit je zwei Samen. Signirt: E. O. B_1—B_5. — Fünf Töpfchen mit je drei Samen. Signirt: E. O. C_1—C_5.

Keimungsresultat: Serie I. In A_8 schon am 17. Juli ein Keimling[1]). In A_5 Ende Februar 1896 ein Keimling[2]).

Serie II. In B_3 und B_4 schon am 17. Juli je ein Keimling. In B_2 am 15. Februar 1896 ein Keimling, dem wenige Tage später ein zweiter folgt.

Serie III. Am 17. Juli in C_5 ein Keimling.

Da im Laufe des Jahres 1895 nur in einem Töpfchen der Serie I Keimung eingetreten war und mit Rücksicht auf das bei Versuch 2 vorgekommene Versehen erschien das Ergebniss des Versuches 4 noch wenig gesichert. Es wurde deshalb noch ein weiterer Versuch eingeleitet.

5. Versuch. Während in den vorausgehenden Versuchen Samen von 1894er Ernte zur Verwendung kamen, wurden in diesem Versuche Ende Juli 1895 im Freien gesammelte Samen verwendet.

Aussaat am 30. October 1895 in feinem Flusssand; die Kulturen kamen an ein Südfenster des botan. Instituts. Fünf Töpfchen wurden beschickt mit je einem Samen von *Odontites Odontites*. Signirt: E. O. a_1—a_5. — Drei Töpfchen mit je zwei Samen. Signirt: E. O. b_1—b_3. — Zwei Töpfchen mit je drei Samen. Signirt: E. O. c_1—c_2.

Keimungsresultat: Serie I. Am 21. Februar 1896 je ein Keimling in a_1 und a_5, am 23. Februar in a_4.

1) Die Beschleunigung in der Keimung — allerdings nur ein[illegible] — wie sie in Kultur IV gegenüber II und in dieser gegenüber I he[illegible] Rechnung der mit der Jahreszeit vorgeschrittenen Wärmezunahm[illegible]

2) Die Kulturen wurden im Kalthaus überwin[illegible]

Serie II. Am 14. Februar je ein Keimling in b_1 und b_2, am 26. Februar in b_3.

Serie III. Am 14. Februar ein Keimling in c_1, am 23. Februar in c_2.

Es keimten in der Serie I von fünf Samen drei, in Serie II von sechs Samen drei, in der Serie III von sechs Samen zwei.

Mit diesem letzten Versuche und dem Ergebniss des vierten erscheint die eingangs gestellte Frage definitiv und einwurfsfrei entschieden: Die Samen von *Odontites Odontites* (und wohl aller chlorophyllhaltigen, parasitischen Rhinanthaceen) vermögen unabhängig von einer chemischen Reizung, die von einer Nährwurzel oder einem zweiten lebenden Samen, überhaupt von lebendem Gewebe ausginge, zu keimen.

Die etwas breit gegebene Statistik der zur Beantwortung der gestellten Frage unternommenen Versuche wird insofern an Berechtigung gewinnen, als diese Versuche über die später zu berührende Frage nach der Dauer der Keimfähigkeit, ferner über den Zeitpunkt der Keimung Aufschluss geben und zum Theil direct zur Beantwortung anderer Fragen ausgenützt werden, daher sie später wiederholt herangezogen werden sollen.

II. Die Anlage der Haustorien an den Parasitenwurzeln ist von einer wirksam gewordenen chemischen Reizung dieser bedingt.

Von mehreren Forschern wurde bereits die Ansicht ausgesprochen, dass die Haustorien auf Grund eines von einem Nährobject ausgegangenen Reizes zur Anlage kommen. So äussert sich Koch bei Besprechung der Secundär-Haustorien von *Orobanche*[1]). „Insoweit der Haustorialhöcker vereinzelt an seiner Mutterwurzel auftritt, finden wir ihn stets an der Contactstelle mit dem Nährorgan. Aeussere, von diesem ausgehende Reize, hier vielleicht auch Contactreize, dürften die Anlage bedingen." An anderer Stelle[2]) finden wir den Satz: „Die Herstellung des Haustorialhöckers (von *Melampyrum*) unter Einwirkung von Nährwurzel oder Nährobject etc." Auch Massee[3]) sagt von *Lathraea:* The lateral

1) Entwickelungsgeschichte der Orobanchen, p. 147.

2) Ueber die directe Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1887, p. 362.

3) On the structure and functions of the subterranean parts of *Lathraea Squamaria* L. Journal of Botany, Vol. XXIV, 1886, p. 259.

discs (er unterscheidet fälschlich zwischen seiten- und endständigen Haustorien) appear to be developped only when the root comes in contact with the host, and consequently the direct result of some irritation brought about by this contact etc.“ Weiteres sagt Leclerc du Sablon[1]): „La cause première de la formation de cet organe paraît être le contact d'un corps renfermant des matières nutritives, utile à la plante.“

Wie man sieht, ist in diesen Aussprüchen noch wenig präcisirt, ob es sich um einen Contactreiz oder eine chemische Reizung handelt; wenn auch nicht direct ausgesprochen, so liegt offenbar letztere Annahme dem citirten Satze Leclerc du Sablon's zu Grunde. Ich selbst habe mich für *Lathraea*[2]) etwas präciser geäussert: „Die Reizursache dürfte chemischer Natur, in gewissen Stoffen der Wirthswurzel gegeben sein und nicht etwa durch Contact allein hervorgerufen werden. Ich beobachtete einige sichere Fälle, wo der das Haustorium bildende Theil der *Lathraea*-Wurzel gewiss nicht in directer Berührung mit der Wirthswurzel stand.“

Eigens daraufhin angestellte Versuche, ob die Haustorien durch Contactreiz oder chemische Reizung angelegt werden, schienen mir aber zu einer definitiven Klärung um so erwünschter, als John Scott[3]) für *Santalum album* berichtet, dass von den reichlich producirten Haustorien nur eine verhältnissmässig geringe Zahl ihre Anheftung (an Wirthswurzeln) bewerkstellige. Er knüpft daran den Ausspruch: „Dieses veranlasst mich zu der Bemerkung, dass in früheren Perioden der Parasitismus eine viel wichtigere Bedingung ihrer Existenz gebildet haben dürfte, als es jetzt der Fall.“

In seiner „Monographie der Gattung *Euphrasia*“[4]) stellt auch Wettstein p. 28 als Punkt 7 seiner Versuchsergebnisse den Satz auf: „Die Anlage der Haustorien ist von der Gegenwart geeigneter Nährwurzeln abhängig, erfolgt also wahrscheinlich durch einen chemotactischen Reiz.“ Dieser, meiner Ansicht nach vollständig richtige Ausspruch, wird aber aus

---

1) Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites. Annales des sciences naturelles Bot., 7. série, t. sixième, 1887, p. 93.

2) Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten, Breslau 1895, p. 66.

3) Unters. über einige indische *Loranthus*-Arten und über den Parasitismus von *Santalum album*, im Auszuge mitgetheilt und theilweise übersetzt von H. Grafen zu Solms-Laubach. Botan. Zeitung 1874, p. 149.

4) Leipzig, W. Engelmann, 1896.

einem Versuche abgeleitet, den ich nicht für beweisend erachte. Wettstein beschreibt ihn folgendermassen: „Ich entnahm am 28. März 1894 aus der Kultur I A[1]) eine junge Gramineenwurzel (besser Pflanze) und eine *Euphrasia*-Keimpflanze und brachte beide mit ihren Wurzeln in gewöhnliches Brunnenwasser. Die *Euphrasia*-Wurzel zeigte mehrere Haustorien, von denen die Gramineen-Wurzeln beim Entnehmen des Keimlings abgelöst wurden, sie waren also schon im Beginn des Versuches vorhanden. An der mit H_1 bezeichneten Stelle befand sich kein Haustorium; ich brachte nun die mit Nw bezeichnete Wurzel des Grases in die Lage, in der sie abgebildet ist. Nach neun Tagen hatte sich an der Contactstelle ein Haustorium gebildet, am 7. April zeigten die beiden Wurzeln das dargestellte Bild Fig. 2, Taf. I."

Dagegen finde ich einzuwenden: 1. dass die Versuchs-*Euphrasia* sich vor dem Versuche in von Gramineen-Wurzeln durchzogenem Boden befand; es ist von vornherein nicht ausgeschlossen, dass an der Stelle H_1, wo später das Haustorium an der *Euphrasia*-Wurzel entstand, die Bildung eines solchen schon vor Versuchsbeginn inducirt war; bei der ausserordentlichen Dünnheit der Wurzeln so junger *Euphrasien* (in der Wettstein'schen Fig. 2, Taf. I sind sie weitaus zu dick dargestellt) wird eine Anlage eines Haustoriums in den ersten Stadien makroskopisch kaum zu erkennen sein. 2., und dies ist der entscheidende Einwand, giebt der Versuch keine Aufklärung, ob Contact oder Chemotaxis für die Bildung des Haustoriums massgebend waren. Die Wurzel des mit der *Euphrasia* im Wasser kultivirten Gramineenpflänzchens wurde am Punkte des Contactes mit der *Euphrasia*-Wurzel von einem Haustorium ergriffen; das ist das Thatsächliche.

Meine Versuche wurden mit *Odontites Odontites* durchgeführt, gelten aber sicher auch für *Euphrasia* und wohl für alle Rhinanthaceen.

Am 2. März 1895 wurden 1894er Samen in Dichtsaat ohne Wirth in einer mit Gartenerde gefüllten Thonschüssel angebaut. Am 12. April erschienen Keimlinge, am 27. April lagen schon gut $2^1/_2$—3 cm hohe Pflänzchen vor. Zwei Tage später wurden die dichter stehenden Keimlinge einer Gruppe (das grösste Pflänzchen

1) Samen von *Euphrasia Rostkowiana* wurden am 10. October 1893 im Freien in einem Troge angebaut, in welchem einige Monate vorher eine Grassamenmischung ausgesäet worden war. Keimung der *Euphrasia* 15. März 1894.

besass drei entfaltete Blattpaare) vorsichtig ausgehoben und das Wurzelwerk in einer Krystallisirschale durch Wasser aus der umgebenden Erde frei gelegt. Die zarten Wurzeln waren an den Contactstellen miteinander verbunden, es zeigten sich knötchenartige Anschwellungen an jenen Stellen, es waren, wenn auch sehr unvollkommene, Haustorien gebildet. Ich komme auf diese später zurück. Ein isolirt von anderen aufgegangenes, ebenfalls untersuchtes Pflänzchen zeigte keine Spur von Haustorialanlagen. Ich bemerke noch, dass die Würzelchen eine schwach entwickelte Wurzelhaube haben, hingegen hinter der fortwachsenden Spitze in recht reichlicher Weise Wurzelhaare entwickeln, die mit den Erdpartickelchen verwachsen und so kleine „Erdhöschen" bilden. Schon das Verhalten dieser Pflänzchen schien mir dafür zu sprechen, dass die Haustorien in Folge chemotactischen Reizes entstehen.

Deutlicher ist die Sache noch durch Folgendes. In dem im früheren Abschnitt erwähnten Versuch 2 gingen in der Serie II, in dem mit zwei Samen beschickten Töpfchen b_2 zwei Keimlinge auf, der erste am 1. Juni, der zweite am 3. Juni. Der erste kränkelte alsbald, da er seine Kotyledonen aus der Testa nicht zu befreien vermochte und wurde am 5. Juni entfernt. Es verblieb also ein einziges Pflänzchen. Dieses wurde bis zum 25. Juli kultivirt, es besass zu der Zeit noch die Kotyledonen und überdies fünf entwickelte Blattpaare. Das Wurzelsystem wurde unter Wasser vorsichtig aus dem Sande befreit, dann auf einer Glasplatte ausgebreitet, mit Photoxylin an derselben fixirt; nach dem in Alkohol conservirten Präparate ist dieses Pflänzchen in Fig. 1 der beigegebenen Tafel wiedergegeben. Man sieht, dass das Wurzelsystem reich entwickelt ist, weit ausgreift, aber durch ausserordentliche Zartheit auffällt. Haupt- und Nebenwurzeln sind kaum zu unterscheiden; ohne auf eine Verstärkung der Wurzeln durch Dickenwachsthum zu denken, verwendet die Pflanze das disponible Baumaterial offenbar vorwiegend auf das Längenwachsthum der vorhandenen und auf Aussendung neuer Wurzeln, um mit diesen Fangarmen womöglich doch einen Wirth zu erreichen. Von einer Haustorienbildung ist nirgends etwas zu sehen, auch die mikroskopische Untersuchung liess bei Verwendung eines schwächeren Systems keine Spur angelegter Saugwarzen erkennen.

Ganz das Gleiche ergab die Untersuchung des in Serie III, im Töpfchen c_4 am 7. Juni aufgegangenen Keimlings (die beiden

weiteren Samen hatten nicht gekeimt). Auch dieses Pflänzchen, das etwas schwächer war als das vorbeschriebene (Kotyledonen, drei entwickelte Blattpaare, viertes in Entfaltung begriffen) zeigte keine Spur von Haustorien, als es am 25. Juli ausgetopft und untersucht wurde. Es ergiebt sich also, dass, wenn wir einen Boden zur Aussaat wählen, der kein Wurzelwerk irgend einer anderen Pflanze (und auch keine grösseren Humusbestandtheile) enthält, und darin eine einzelne Pflanze von *Odontites Odontites* sich entwickeln lassen, am Wurzelwerk derselben keine Haustorien gebildet werden.

Im Gegensatz zu Vorausgehendem sei auf das Verhalten hingewiesen, welches die im Versuch 2, Serie I, Töpfchen a_7 aufgegangenen beiden *Odontites*-Pflanzen zeigten. Wie p. 80 ausgeführt wurde, waren hier aus Versehen zwei Samen statt eines ausgepflanzt worden. Der erste Keimling trat am 1. Juni, der zweite am 28. Juni hervor. Das Tagebuch notirt am 16. Juli: „Das erst aufgegangene Pflänzchen ist viel kräftiger als das zweite und kräftiger als alle Pflänzchen in den Serien des Versuches 2. Es besitzt sechs Blattpaare (das zweite vier) und die Blättchen haben die doppelte Grösse gegenüber jenen der übrigen Pflanzen. Das resultirt offenbar nicht nur aus der früheren Keimung, sondern auch aus der Ausnützung des später (27 Tage nachher) aufgegangenen *Odontites*-Pflänzchens.“ Für letzteren Ausspruch ist die Thatsache beweisend, dass sich keine wesentlichen Unterschiede in der Stärke der Pflänzchen dann einstellten, wenn zwei oder drei *Odontites*-Pflänzchen gleichzeitig aufgegangen waren. Sie fallen sich gegenseitig an, aber keines erlangt das Uebergewicht. Anders wenn ein älteres, kräftigeres Pflänzchen, sich jüngeren gegenüber sieht; dann weiss es diese zu bezwingen.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zur Kultur in a_7 zurück. Die Pflanzen wurden am 26. Juli ausgetopft, das Wurzelwerk genau geprüft. Es konnten 14 Verbindungen zwischen den dünnen, fadenartigen Wurzeln der beiden Pflänzchen aufgefunden werden. Hier also, wo sich die Wurzeln zweier nebeneinander aufgewachsenen Pflanzen an verschiedenen Punkten innerhalb des Topfes kreuzten, kam es zur Haustorienbildung. Da nun für Contactreize die Sandkörnchen des Substrates genügen müssten, Haustorien an den Wurzeln des Parasiten aber nicht entstehen, sobald der Sand kein Wurzelwerk eines zweiten Pflanzenindividuums enthält, hingegen stets dann

entstehen, wenn Wurzeln einer zweiten Pflanze (sei es der gleichen Art, oder einer anderen geeigneten Wirthspflanze) in den Bereich einer Parasitenwurzel gelangen, so ist nur die Annahme berechtigt, dass die Haustorien das Resultat eines von einem Nährobject auf die Parasitenwurzel ausgeübten chemischen Reizes sind.

So klein die Haustorien an den *Odontites*-Wurzeln sind, welche in einem Versuche, wie es der letzt besprochene war (Kultur a_7), gebildet werden, so sind sie doch bei genauer Betrachtung auch dem freien Auge schon erkennbar. Ihre geringe Grösse hängt ja damit zusammen, dass die Würzelchen, an denen sie entstehen, selbst so zart sind, dass ihr Durchmesser kaum über 0,2 mm erreicht; dazu kommt, dass die ergriffenen Wurzeln selbst eher schwächer und jedenfalls kein besonders ergiebiges Nährobject sind. Aber sowohl im äusseren als im inneren Bau erweisen sie sich als typische Haustorien. Auch sind die in grosser Zahl an den Böschungen des Haustorialhöckers hervorbrechenden Hafthaare besonders kennzeichnend. Fig. 11, Taf. I (20fach vergrössert) zeigt eine Wurzelspitze mit einem hinter derselben entstandenen Haustorium; die ergriffene Wurzel war noch durch Hafthaare allein festgehalten und wurde wegpräparirt. Zwei Hafthaare (*h*) deuten den Ort an, wo sie in grösster Zahl gebildet werden. In Fig. 12, Taf. I sind Stücke zweier Wurzeln dargestellt, welche sich unter rechtem Winkel begegnet waren, und von denen die stärkere sich der schwächeren mittels eines Haustoriums ansetzte. (Vergr. 20.) Auch Fälle beobachtete ich, wo zwei Wurzeln an gerade gegenüberliegenden Punkten gleichzeitig in Haustorienbildung eingetreten waren und deren Hafthaare dann wirr durcheinander gewachsen waren, ohne dass, dem Augenscheine nach, einem Haustorium ein Bezwingen des andern gelungen wäre; sie boten das Bild eines verzehrenden, aber nicht zur Entscheidung führenden Ringkampfes.

III. Stufenweise Verschiedenheit in der Ausprägung des Parasitismus bei den einzelnen Arten.

A. Dichtsaat-Kulturen ohne Wirth.

1. *Odontites Odontites* L. (Wettst.).

In einer mit Gartenerde gefüllten Thonschüssel wurden am 2. März 1895 Samen des genannten Parasiten in ziemlich reicher Zahl ausgesäet. Die Kultur stand zunächst an einem Südfenster

des botanischen Instituts. Hier erfolgte Mitte April die Keimung, am 27. April waren die Keimlinge 2½—3 cm hoch. Am 10. Juni wurde die Kultur in's Kalthaus übersiedelt, am 10. Juli in's Freie gebracht, wo sie auf einem Gestell unter einem Glasdach Platz fand. In der Zeit waren die Individuen an Stärke schon beträchtlich verschieden. Das stärkste besass zwölf Blattpaare, die nächst stärkeren neun, andere sieben, oder sechs, oder fünf.

Am 2. August notire ich im Tagebuch: In der Kultur sind 36 Pflanzen vorhanden, davon die schwächsten nur mit drei Blattpaaren (offenbar verspätete Keimlinge); das stärkste Exemplar hat zwölf Blattpaare gebildet, doch die untersten drei sind bereits abgestorben. Bei zwei Individuen sind schon Blüthenknospen vorhanden, bei diesen in den Achseln der mittleren Blattpaare auch Seitenzweige angelegt.

Bei einer späteren Revision (diese wurde in Folge meiner Abwesenheit vom Universitätsgärtner vorgenommen, eine Angabe des Datums unterblieb) waren in der Kultur noch 19 Pflanzen vorhanden, die sämmtlich zur Blüthe gelangten. Die zehn stärkeren hatten 5—9 Quirle von Blüthen entfaltet, die untersten waren die grössten; die obersten starben als Knospen, ohne sich zu entfalten, ab. Verzweigungen kamen wenige vor, nur bei drei Exemplaren entfalteten sich auch an Zweigen erster Ordnung Blüthen.

Die neun schwächeren Individuen brachten nur 5—6 Blüthen zur Entfaltung, die übrigen verkamen als halbwüchsige Knospen, die obersten Blattquirle mit den Knospenanlagen zuerst. Das vollständige Absterben der äussersten Spitzen der Pflanze tritt zunächst bei den schwächsten Exemplaren ein.

Bei meiner Rückkehr am 20. September konnte ich noch feststellen, dass die stärksten Exemplare an 20 Blüthen gehabt hatten, und dass die Fruchtknoten der untersten zur Reife gelangt waren. Die obersten Blüthen und Blüthenknospen, überhaupt die Spitzen der Pflanzen waren abgestorben.

Das erzielte Resultat konnte wohl annähernd erwartet werden. Nachdem wir schon im früheren Abschnitte festgestellt haben, dass zwei nebeneinander in einem Töpfchen aufgegangene *Odontites*-Pflänzchen eine relativ beträchtliche Zahl von Haustorien entwickelt hatten, so ist es selbstverständlich, dass im Wurzelwerk dieser Dichtsaat sich zahlreiche Haustorien vorfanden, welche um so grösser waren, je kräftigeren Pflanzen sie gehörten. So wie Koch bei *Rhinanthus minor* feststellte, dass, wenn Keimlinge in Gruppen von

15—20 ausgepflanzt werden, einer sich unter Ausnützung der andern in allerdings kärglicher Weise bis zu einer etwa 8 cm hohen Pflanze, die auch blühte und eventuell ihre Samen reifte, weiter entwickeln kann, so gelangten auch in der Dichtsaat-Kultur von *Odontites* eine Anzahl Exemplare auf Kosten anderer Individuen, die sie früher oder später ausgesogen, vernichtet, oder mehr oder minder unterdrückt hatten, zu kräftigerer Entfaltung. Nur ein Unterschied fällt auf. *Odontites Odontites* entwickelt sich bei solcher Dichtsaat relativ kräftiger als *Rhinanthus minor*. Nach Koch erreichte das stärkste Exemplar dieses nur 8 cm Höhe, bei meinen *Odontites*-Pflanzen hingegen gut 20 cm; bei *Rhinanthus* kam es zur Ausbildung nur einer Blüthe, bei *Odontites* von zwanzig, wobei mehr denn zehn Samen reifen konnten. Es mag sich dieses zum Theil aus den kleinen Dimensionen der *Odontites* in allen ihren Theilen, speciell aber rücksichtlich der Blüthe und des Samens erklären, zum andern Theil aber werden wir eine Begründung dieser Thatsachen noch in einem späteren Theil dieses Abschnittes finden.

Noch eine zweite Dichtsaat-Kultur von *Odontites Odontites* ohne Wirth möchte ich kurz besprechen. Am 27. Februar 1896 wurden im Sommer 1895 bei Innsbruck gesammelte Samen in einem grösseren Topf (14 cm Durchmesser) auf Erde ausgesäet. Bis 11. April trat keine Keimung ein (resp. nur ein Pflänzchen), es wurden deshalb am 15. April aus Prag bezogene Samen nachgesäet. Diese waren keimfähig, bei 80 Pflanzen gingen ziemlich gleichzeitig auf, bald erhöhte sich ihre Anzahl auf ca. 140; viele von ihnen kamen zur Blüthe, doch blieben dieselben im Allgemeinen zwergig. Die schwächsten waren am 3. August 2 cm hoch und besassen vier Blattpaare, die stärkeren erreichten eine Höhe von 7—8 cm und entfalteten nur 2—3 Blüthen. Ein solches Pflänzchen ist in Fig. 2, Taf. I auf der Entwickelungsstufe dargestellt, welche es anfangs August (3.) erreicht hatte. In Fig. 3, Taf. I hingegen eines der zurückgebliebenen, kleinen *Odontites*-Pflänzchen, wie sie sich massenhaft in der Kultur fanden. Fig. 4, Taf. I zeigt ein Stückchen des Wurzelwerks dieser Pflanzen, an welchem die Haustorialknötchen bemerkbar sind. Viel weiter, als es Fig. 2, Taf. I darstellt, kam kein Pflänzchen, doch reiften einige 1—2 Früchtchen.

Die relativ viel schwächere Entfaltung auch der stärksten Individuen dieser Kultur gegenüber jenen der früher besprochenen, hat, wie ich glaube, seinen Grund einerseits in der beinahe gleich-

zeitigen Keimung der Samen, wodurch die Individuen mit nahezu-gleichen Kräften in den Kampf traten und dieser zu keiner scharf ausgesprochenen Entscheidung führte, andererseits in der an sich etwas zu stark ausgefallenen Dichtsaat, die in ähnlicher Weise einen Grund zur Verzwergung ergab, wie es bei gleichen Verhältnissen auch bei nicht parasitären Pflanzen der Fall ist.

2. *Euphrasia stricta* Host.

In den Versuchen mit der Gattung *Euphrasia* wählte ich eigentlich die Art *E. Rostkoviana* Hayne, weil auch Wettstein mit dieser den wesentlichen Theil seiner Versuche durchgeführt hat. Ich erhielt das gewünschte Saatmaterial vom botanischen Garten in Prag. Erst während der Zusammenstellung der Versuchsergebnisse sah ich mich zu einer genaueren Untersuchung des in Alkohol conservirten Beleg-Materials veranlasst, die mir es wahrscheinlich machte, dass die in den Versuchen aufgegangenen Pflanzen nicht *E. Rostkoviana*, sondern *E. stricta* seien. Ein zur Probe an Prof. Wettstein übersandtes Exemplar führte zur Bestätigung meiner Vermuthung. College W. hatte die Freundlichkeit mitzutheilen, dass dasselbe bestimmt *E. stricta* sei und klärte auch die durch den Universitätsgärtner erfolgte Verwechselung auf. — Ich bin der Ansicht, dass die mit *E. stricta* erzielten Versuchsergebnisse auch für *E. Rostkoviana* gelten.

Dichtsaat-Kulturen mit der Gattung *Euphrasia* ohne Beigabe einer Wirthspflanze wurden sowohl von Koch als von Wettstein durchgeführt. Ihre Ergebnisse sind einigermassen verschieden. Koch nennt als Versuchspflanze *Euphrasia officinalis* L.; die neuere Systematik sieht von dieser Art ganz ab, weil sie nachweist, dass dies ein Sammelname ist, der mehrere Arten umfasst[1]). Es ist also nicht vollständig sicher, welche Art den Koch'schen Versuchen zu Grunde lag. Die Wettstein'schen Versuche stützen sich auf *Euphrasia Roskoviana* Hayne.

Es seien nun in kurzen Citaten die Ergebnisse der beiden Forscher angeführt. Koch[2]) berichtet: „Stehen die jungen Pflänzchen dünn, sind sie ziemlich gleichmässig im Topfe vertheilt, so bleiben sie ungefähr gleich niedrig und fristen ihr kümmerliches

1) Wettstein, a. a. O., p. 4.

2) l. c., p. 6.

Dasein bis etwa gegen Mitte Juni (Keimung im Frühjahr); dann sterben sie successive ab. Bei ungleich dichtem Bestand dagegen, und besonders, wenn sich an bestimmten Stellen die Keimlinge aneinander drängen, gelingt es einem oder mehreren von ihnen in der Entwickelung fortzuschreiten. Es entstehen dominirende Exemplare, die, wie die Untersuchung des Wurzelkörpers lehrt, den zurückbleibenden Pflänzchen angesaugt sind, auf denselben schmarotzen und somit auf deren Kosten einen namhaften Theil ihres Lebensunterhaltes bestreiten.

Der Entwickelung des dominirenden Exemplares sind somit Grenzen gezogen. Lebensdauer und Grad der Ausbildung stehen in einem Abhängigkeits-Verhältniss von der Zahl der benachbarten Pflänzchen. Die Menge muss bis zu einem gewissen Grad ersetzen, was dem Wirth an Leistungsfähigkeit abgeht. Thatsächlich starben einige dominirende Pflanzen, welche nur von wenigen der zurückgebliebenen Euphrasien umgeben sind, verhältnissmässig früh und ohne in die Blüthe zu treten ab. Umgekehrt bei dichtgestellten Gruppen kommt es auch vor, dass eine dominirende *Euphrasia* blüht und wahrscheinlich auch fructificirt. Ich habe Pflanzen beobachtet, welche anfangs August noch am Leben waren und bis zu drei Blüthen angesetzt hatten. Ob diese Exemplare auch Samen und zwar keimkräftige Samen hervorbringen, liess sich nicht feststellen, weil zum Zweck der Untersuchung des Wurzelkörpers die Versuche zum genannten Zeitpunkt abgebrochen werden mussten."

Hingegen berichtet Wettstein[1]: „Die mit Nr. I A und B.[2]) bezeichneten Versuche gingen weiter. Anfangs sahen alle Pflanzen gleich aus, doch schon in der zweiten Woche erlangten die im Rasen kultivirten Pflanzen einen Vorsprung, der sich rasch vergrösserte. Die Pflanzen des Versuchs I A gelangten am 14. Juni zur ersten Blüthe, sie waren zu üppigen normalen Exemplaren herangewachsen. (Fig. 11, Taf. XII.) Die Pflanzen des Versuchs B, also die im wurzelfreien Boden kultivirten, waren winzig geblieben (Fig. 9, Taf. XII), hatten aber dennoch bis zu zehn Paaren von Stengelblättern gebildet. Blüthen wurden nicht einmal an-

1) a. a. O., p. 27 u. 28.

2) A. Samen in einen Trog auf Erde ausgesäet, in welchem einige Monate früher eine Grassamenmischung ausgesäet worden war. B. Samen des Parasiten ohne Wirthspflanzen. Aussaat 10. October 1893, Keimung 15. März 1894 (für beide Kulturen gleich).

gelegt. Das Wurzelsystem der Pflanzen des Versuches I A zeigte massenhaft Haustorien in Verbindung mit Gramineenwurzeln, die des Versuches IB zeigten nicht ein einziges Haustorium. Die letzten blieben noch bis Ende Juni und Anfang Juli erhalten, ohne sich weiterhin wesentlich zu verändern, insbesondere kam es zu keiner Blüthe.

Daraus ergiebt sich:

5. Zur Weiterentwickelung der jungen Pflanze braucht dieselbe zunächst den Parasitismus nicht, sie vermag Blätter ohne diesen zu entwickeln, doch bleiben die Pflanzen klein und schmächtig.

6. Zur vollständigen Entwickelung, insbesondere zur Bildung von Blüthen und Früchten, ist der Parasitismus jedoch unbedingt nothwendig."

Die wesentlichen Differenzen, deren indess Wettstein in seiner Monographie nicht erwähnt, beruhen demnach darin, dass nach Koch *Euphrasia* bei Dichtsaat ohne Wirth, ähnlich wie *Rhinanthus*, einzelne dominirende Exemplare soweit zu entwickeln vermag, dass sie einige Blüthen produciren, und dass er constatirt, dass diese Exemplare an andern Artgenossen mit Haustorien befestigt sind; also diese parasitisch ausnützen und dank dem auch ihre relativ geförderte Entwickelung erlangen. Nach Wettstein hingegen kommen Euphrasien in Dichtsaat nie zur Blüthe und sollen sich bei so (mit Ausschluss einer anderen Nährpflanze) kultivirten an den Wurzeln keine Haustorien finden.

Indem ich zu meinen eigenen Dichtsaatkulturen übergehe, die wie schon oben erwähnt, mit *E. Rostkoviana* beabsichtigt, in Wirklichkeit aber mit *E. stricta* durchgeführt wurden, will ich gleich in vorhinein feststellen, dass meine Ergebnisse sich völlig mit jenen decken, welche Koch erzielte, und ich werde mich, da Koch's treffende Charakteristik der Kulturergebnisse schon früher der Hauptsache nach citirt wurde, hier kurz fassen können.

1. Haupt-Versuch. Am 27. Februar 1896 werden in einen grösseren Topf, mit Gartenerde gefüllt, mehrere hundert Samen der *Euphrasia stricta* ausgesäet. Die Keimung beginnt am 17. März. m 15. Mai sind ca. 70 Pflanzen vorhanden; die Stämmchen sind

kaum über 1 cm hoch, die grössten haben drei Blattpaare. Von da ab beginnen sich einzelne Exemplare, die von anderen reichlicher umgeben sind, etwas kräftiger zu entwickeln, einzelne legen Blüthenknospen an. Am 8. August entfaltet die kräftigste Pflanze eine Blüthe; bis 13. September kommen noch acht weitere Pflanzen zum Blühen. Von den stärkeren derselben war zu erwarten, dass sie auch ein oder ein paar Früchtchen gereift hätten; der Versuch wurde aber behufs Conservirung der Pflänzchen in Alkohol vorzeitig abgebrochen. In Fig. 5, Taf. I ist das stärkste dieser Pflänzchen abgebildet, in Fig. 6, Taf. I eines der kleinsten, während Fig. 7, Taf. I zwei Pflänzchen auf jener Stufe darstellt, auf der die meisten zurückbleiben und dann eingehen.

Das Stämmchen des stärksten blühenden Exemplars hat eine Höhe von 32 mm, in der Achsel eines der Blätter des zehnten Paares ist eine offene Blüthe vorhanden, darauf folgen in dichter Drängung noch etwa zehn Blätter, von denen einige Blüthenknospen stützen; zwei bis drei solche dürften sich noch entfaltet haben. Bei den kleineren blühenden Exemplaren ist das Stämmchen nur 12—15 mm hoch; Blattpaare sind zehn vorhanden, doch sind die Blättchen sehr klein und zeigen kaum die halbe Flächenentfaltung gegenüber jenen der grösseren. Das Endknöspchen ist verkümmert und das Pflänzchen scheint mit einer terminalen Blüthe abzuschliessen (Fig. 6, Taf. I). Bringt man die Höhe dieser Blüthe in Abzug, so reducirt sich die Höhe des Stämmchens auf 7—10 mm. Diese Pflänzchen sind demnach von ausgeprägt nanistischem Charakter. Auch die Grösse der Blüthe ist jener kräftiger Exemplare gegenüber um ein Drittel bis zur Hälfte vermindert. Diese Zwergpflanzen erinnern habituell sehr an eine Form der *Euphrasia minima*, die ich auf Geröllhalden beobachtet habe, fast ohne andere, zwischen stehende Pflanzen. Ich bin geneigt, selbe gewissermassen als eine „Hungerform“ anzusehen. Es ist einleuchtend, dass bei den parasitischen Euphrasien die Grössen- und Wuchsverhältnisse (Verzweigung) in Abhängigkeit stehen müssen von dem Maass des parasitisch erworbenen Nahrungszuschusses. Welcher Contrast zwischen der nanistischen *Euphrasia stricta* der Fig. 6, Taf. I und den häufiger zu beobachtenden riesigen Exemplaren dieser Art, die nach Wettstein bis 75 cm Stammhöhe

---

1) Auf den langsamen Entwickelungsgang von *Euphrasia* gegenüber *Rhinanthus* hat Koch, l. c., p. 4 hingewiesen. Er erscheint auch *Odontites Odontites* gegenüber wesentlich retardirt.

erreichen sollen. Welcher Contrast zwischen einer solchen Zwergpflanze von *E. Rostkoviana*, die sich in einer Dichtsaat-Kultur ohne Wirth gewiss ebenso erziehen liesse, und den kräftigsten Exemplaren der Art, welche nach Wettstein bis zu $^1/_2$ m Höhe vorkommen! Ich selbst legte heuer ein bei Hartberg in Steiermark gesammeltes Exemplar ein, dessen Hauptstamm 40 cm Höhe aufwies, 18 Seitenzweige erster Ordnung besass, die selbst 10—15 cm Länge erreichten und deren einige 3—4 Seitenzweige zweiter Ordnung hatten. Klima und Standort haben ohne Zweifel ihren Antheil an den Gestaltungsverhältnissen, aber gerade bei den Parasiten spielen die Ernährungsverhältnisse gewiss eine wesentliche Rolle, die uns erst das Experiment in voller Klarheit zu erschliessen vermag und die der Systematiker nicht unberücksichtigt lassen kann.

Haustorien waren an den Würzelchen der zur Blüthe gelangten Zwergpflanzen leicht zu finden; es ist klar, dass diese sich nur auf Kosten der ausgenützten, zurückbleibenden Genossen (Fig. 7, Taf. I) bis zur Blüthenbildung aufzuschwingen vermochten.

Bemerkenswerth gegenüber den Dichtsaat-Kulturergebnissen mit *Odontites Odontites* ist, die relativ geringe Zahl von Pflänzchen, die hier zur Blüthe gelangten, und die relativ viel schwächere Entwickelung dieser. Es spricht sich hierin bei *Euphrasia stricta* ein viel grösseres Bedürfniss nach jenem Nahrungszuschuss aus, welcher aus der parasitischen Thätigkeit herstammt, als bei *Odontites Odontites*. In diesem Sinne spricht auch das Resultat der weiter zu erwähnenden Versuche.

2. Versuch. Viele Samen der *Euphrasia stricta* wurden am 27. Februar in einem kleinen Töpfchen auf Erde ausgesäet. Keimung am 17. März. Am 15. Mai zählte ich 30 Pflänzchen, sie zeigten zu der Zeit das gleiche Verhalten wie jene des Versuches 1. Am 3. August waren schon alle Pflänzchen eingegangen, keines gelangte bis zur Blüthe.

3. Versuch. Am 28. März zahlreiche Samen in einem kleinen Töpfchen angebaut. Die ersten vier Keimlinge erschienen am 16. April, am 2. Mai waren 20 vorhanden. Am 15. Mai wurden nur mehr 16 gezählt, doch war das Absterben einiger nur durch einmal eingetretenes, zu starkes Austrocknen der Erde im Kulturgefäss bewirkt. Die Pflänzchen kamen aber auch fernerhin über

drei bis vier Blattpaare nicht hinaus und starben eines nach dem andern ab; keines gelangte zur Blüthe.

4. Versuch. Hier handelte es sich von vornherein um keine Dichtsaat. Drei bis vier Samen der *Euphrasia Rostkoviana* wurden am 27. Februar in einem kleinen Töpfchen neben dem Samenkorn einer *Vicia sativa* ausgelegt. Letzteres keimte nicht. Am 22. März keimten zwei *Euphrasia*-Samen; die beiden Keimpflänzchen waren aber schon den 19. April abgestorben.

Alles in Allem bestätigen auch diese Versuche die Ergebnisse von Koch.

Ich wende mich nun nochmals den früher citirten Thesen Wettstein's zu. Wenn er unter 5. sagt: „Zur Weiterentwickelung (über die Primordialblätter hinaus) der jungen Pflanze braucht dieselbe den Parasitismus nicht, sie vermag Blätter ohne diesen zu entwickeln, doch bleiben die Pflanzen klein und schmächtig," so ist dieser Ausspruch, weil fundirt auf eine Dichtsaat-Kultur, nicht berechtigt. Streng entschieden könnte er nur werden, wenn man einzelne Samen der *Euphrasia* aussäete und nun constatirte, wie weit die Pflanzen ohne Parasitismus gelangen können.

Schon aus dem Versuche 3, noch besser aus jenem No. 4 lässt sich schliessen, dass die Entwickelungsfähigkeit ohne Wirth eine sehr beschränkte sein dürfte. Nachträglich habe ich, ob besserer Begründung dieses Satzes, einige Einzelaussaaten von *Euphrasia*-Samen vorgenommen. Leider gingen relativ wenig Pflänzchen auf, doch ist es wahrscheinlich, dass der mit zweien beobachtete Erfolg so ziemlich dem regelmässigen Verhalten entspricht.

1. Versuch. Am 30. December 1896 wurden fünf Samen von *Euphrasia Rostkoviana* einzeln in Töpfchen ausgelegt. Nur in einem ging der Same auf (1. März 1897), doch konnte der Keimling die Testa nicht abstreifen und war in Folge dessen schon am 17. März abgestorben. Der Versuch blieb also resultatlos.

2. Versuch. Am 24. Januar 1897 wurden in dem Falle einige Samen von *Euphrasia stricta* (ex 1895) in einem Töpfchen ausgelegt, mit der Absicht, nur den ersten Keimling zu belassen, eventuell später auftretende zu entfernen. Die Kultur kam in's Warmhaus, am 4. Februar keimte ein Same, die übrigen gingen nicht auf. Der Keimling entfaltete seine Kotyledonen, dann ein

zweites Blattpaar, das schliesslich die Kotyledonen an Grösse übertraf, und liess mit der Lupe ein drittes erkennen. Das Hypokotyl erreichte, wohl in Folge der Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnisse des Kulturraumes die aussergewöhnliche Höhe von 2 cm. Am 7. März begann das erste Laubblattpaar sich weisslich zu verfärben und abzutrocknen, am 17. März begannen die Kotyledonen abzusterben, am 28. März war auch das Hypokotyl nahe bis zum Grunde eingetrocknet. Der Keimling hat also ein kümmerliches Dasein ungefähr 1½ Monate geführt.

3. Versuch. Zehn mit Flusssand gefüllte Töpfchen werden mit je einem Samen der *Euphrasia Rostkoviana* am 27. Februar 1897 beschickt. Nur zwei Samen gingen auf, der eine am 23., der zweite am 26. März. Da der erste Keimling die Testa nicht abzustreifen vermochte, ging er am 7. April ein. Beim zweiten wurde den 2. April das erste Laubblattpaar erkennbar, am 16. April das zweite, am 6. Mai das dritte, am 2. Juni die Anlage eines vierten. An diesem Tage begannen aber die Kotyledonen schon abzusterben und nacheinander traf das gleiche Schicksal die übrigen Blätter. Am 25. Juni war das Pflänzchen todt, nachdem es eine Höhe von 7—8 mm erreicht hatte. Das erste Laubblattpaar war am grössten geworden. Die Blättchen erreichten 2,5 mm Länge und 1,5 mm Breite.

Wir sehen also, dass sowohl bei *Euphrasia stricta*, als bei *Euphrasia Rostkoviana* das einzeln kultivirte, von jeglichem Parasitismus abgeschlossene Individium über die Bildung des zweiten und Anlage eines dritten oder vierten Blattpaares nicht hinauskommt. Die zehn Blattpaare, welche die stärkeren Pflänzchen in den Kulturen Wettstein's aufwiesen (l. c., p. 27), sind schon ein Erfolg der Dichtsaat, beziehungsweise des dadurch zum Theil ermöglichten Parasitismus.

Im Uebrigen wäre es von vornherein fraglich, ob das zweite Blattpaar und die Anlage eines dritten, welche wir bei der Einzelkultur von *Euphrasia*-Individuen auftreten sehen, vom Keimling erst nach der Keimung angelegt werden, oder ob sie nicht schon im Embryo des reifen Samens vorhanden und bei der Keimung nur einfach entfaltet werden. Letzteres Verhalten habe ich für *Rhinanthus* festgestellt[1]). Bei *Euphrasia* (*stricta*) ist hingegen der

1) Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten, Breslau 1895, Note 6, p. 77.

Embryo nicht mit einer soweit ausgebildeten Plumula versehen. Fig. 9, Taf. I stellt den aus dem reifen Samen frei präparirten Embryo dar. Der Vegetationspunkt zwischen den Kotyledonen ist stets unscheinbar. Häufiger treten die Anlagen des zweiten Blattpaares an ihm gar nicht hervor, hie und da sind sie erkennbar; vergl. Fig. 10, Taf. I, wo der durch den aufgehellten Kotyledo hindurch gesehene Vegetationskegel als punktirte Linie angedeutet ist und die beiden Wellenberge das angelegte zweite Blattpaar repräsentiren.

Die sechste These Wettstein's: „Zur vollständigen Entwickelung, insbesondere zur Bildung von Blüthen und Früchten, ist der Parasitismus jedoch unbedingt nothwendig", ist für sich allein ausgesprochen zwar unbedingt richtig, nicht aber in dem Sinne, wie sie von Wettstein mit Beziehung auf seine Versuche aufgestellt wurde. Denn Wettstein übersah, dass schon bei Dichtsaat von *Euphrasia* allein ein Parasitismus statt hat, dass sich die einzelnen Individuen mit Haustorien aneinander ketten, und dass mit Hilfe dieses Parasitismus, ohne eine andere Nährpflanze, einzelne Individuen bis zur Blüthenbildung gelangen können. Eine zu schüttere Aussaat oder zu spärliches Aufgehen der Samen dürfte das Unterbleiben jeglicher Blüthenbildung in den betreffenden Wettstein'schen Kulturen verschuldet haben, während, wie oben betont wurde, doch auch an diesen Kulturen die Wirkung eines partiell ermöglichten Parasitismus bereits sich geltend machte.

3. *Orthantha lutea* L. Kern.

Mit dieser wurde ein einziger Versuch durchgeführt.

Am 27. Februar 1896 wurden ca. 40—50 Samen auf Gartenerde in einem kleinen Topf ausgesäet. Keimlinge erschienen am 22. März, am 19. April zählte ich 25 Keimpflanzen. Am 15. Mai begannen zwei Pflänzchen schon abzusterben. Die noch lebenden waren höchstens $2^1/_2$ cm hoch und besassen vier Blattpaare. Weiter starben immer mehr Pflänzchen ab, doch wurde am 15. September an einem, das später auch abstarb, eine Blüthenknospe beobachtet; das letzte übrig gebliebene Pflänzchen, kaum 3 cm hoch, entwickelte sogar zwei Blüthenknospen, deren eine soweit gedieh, dass schon die gelbe Corolle sichtbar wurde. Am 29. September war auch dieses Pflänzchen abgestorben.

Aus dieser Kultur lässt sich schliessen, dass sich *Orthantha* an *Euphrasia* eng anschliesst. Auch hier können bei genügender Dicht-

saat offenbar einzelne Exemplare auf Kosten der anderen zur Blüthe, wahrscheinlich auch zur Fruchtbildung gelangen. Dass diese mit Haustorien ihre Genossen erfassen, ist wohl selbstverständlich. Das Bedürfniss nach, durch den Parasitismus erschlossenen Nahrungszuschuss ist auch bei *Orthantha* entschieden grösser als bei *Odontites Odontites.*

Uebereinstimmend haben die „Dichtsaat-Kulturen ohne Wirth" von *Odontites Odontites, Euphrasia stricta* und *Orthantha lutea* gezeigt, dass sich die aufgehenden Pflänzchen gegenseitig mit Haustorien anfallen und dass es so einigen Individuen auf Kosten der andern gelingt, eventuell bis zum Blühen und Fruchten zu gelangen.

B. Kulturen der Parasiten bei gleichzeitiger Aussaat einer Wirthspflanze.

1. *Odontites Odontites* (L.) Wettst.

Zugleich mit Samen von *Festuca ovina* wurden diejenigen von *Odontites* am 2. März 1895 auf Gartenerde ausgesäet. Die Kultur stand anfänglich an einem Südfenster des botanischen Instituts. Hier erfolgte Mitte April die Keimung. Im Weiteren soll diese Kultur im Vergleich zu der gleichzeitig angesetzten, p. 87 besprochenen Dichtsaat-Kultur ohne Wirth geschildert werden. Als am 10. Juni die Pflanzen in's Kalthaus übertragen wurden, war zwischen den *Odontites*-Pflänzchen der Gras-Kultur und jenen, welche ohne Wirth gezogen wurden, schon ein bedeutender Unterschied bemerkbar. In ersterer waren die Individuen kräftiger, an Grösse den stärksten in der zweiten Kultur gut um $^1/_3$ vor. In der Zahl der Blattpaare stimmten hingegen die stärksten Pflänzchen beider Kulturen noch überein, sie besassen deren 8—9.

Am 10. Juli, als die Kulturen in's Freie, jedoch unter Glasdach, kamen, sprach sich der Unterschied zwischen den Pflanzen beider noch schärfer aus. In der Kultur ohne Wirth hatte nur eine Pflanze zwölf Blattpaare, die übrigen 10—5. In derjenigen mit *Festuca ovina* hingegen hatten neun Pflanzen 12—13 Blattpaare; die Pflanzen waren überhaupt viel kräftiger, die Blattgrösse übertraf um $^1/_3$ jene der stärksten in der wirthslosen Kultur.

Am 2. August notirte ich: Zahl der Pflanzen in beiden Kulturen ungefähr gleich, ca. 36. Auch in jener mit Wirth bleibt

eine Anzahl Pflänzchen zurück, 8—9 Pflanzen hingegen sind sehr kräftig. Die stärkste Pflanze ist 14 cm hoch (in der Kultur ohne Wirth 10). Kräftiger Blüthenansatz ist bemerkbar, Zweige erster Ordnung treten auf, sind bis 3 cm lang, mit 3—4 entwickelten Blattpaaren, im Knospentheil zeigen auch diese Blüthenansatz. Die stärksten Blätter sind 22—24 mm lang, in der Kultur ohne Wirth hingegen 10 mm lang, 5 mm breit. Entsprechende Differenzen herrschen in der Stärke der Stengelquerschnitte.

Später notirte der Gärtner während meiner Abwesenheit: Die Kultur von *Odontites Odontites* auf *Festuca ovina* enthält:

a) Zwölf Exemplare, welche fast wie im Freien aufgewachsene, starke Pflanzen erscheinen, sich verzweigen, normal aufblühen und Samen ansetzen.
b) Fünf Exemplare mittlerer Stärke; sie besitzen noch Verzweigungen. Der Verlauf des Blühens ist normal.
c) Zwölf schwächere Exemplare ohne oder mit nur angedeuteter Verzweigung; die Blüthen werden bis zur äussersten Spitze entfaltet.

Bei meiner Rückkehr am 20. September konnte ich noch feststellen, dass der Hauptspross der stärksten Individuen eine Höhe von 23—25 cm erreicht hatte, die Seitensprosse eine Länge von 7—9 cm. Die Zahl der Blüthen an diesen Exemplaren war ca. 80, wovon auf die Seitensprosse 12—16 entfielen. Das Samenerträgniss reichlich; Haustorien kräftig entwickelt in grosser Zahl den Faserwurzeln der *Festuca* angeheftet.

2. *Euphrasia stricta* Host.

Am 27. Februar 1896 werden auf Gartenerde in einem grösseren Topf Samen von *Avena flavescens* gleichzeitig mit ca. 100 Samen von *Euphrasia stricta* ausgesäet. Am 17. März sind die ersten Keimlinge aufgegangen. Die Pflänzchen entwickeln sich ungemein langsam. Am 15. Mai zählte ich ca. 20 Pflänzchen; schon waren hier, gegenüber den p. 92 und folgend besprochenen „Kulturen ohne Wirth", einzelne Pflanzen als kräftiger entwickelt bemerkbar. Die *Avena flavescens* war ziemlich spärlich aufgegangen; es schien mir nun, als ob die stärksten *Euphrasia*-Pflänzchen nicht neben *Avena flavescens*, sondern neben unbeabsichtigt aufgegangenen Dikotylen und zwar einer *Stellaria*, einer *Capsella* und eines *Polygonum* stünden.

Zur Blüthe kamen zehn Pflanzen zwischen dem 10.—30. August. In der Stärke waren sie sehr verschieden. Sie hatten in der genannten Zeit 16, 14, 10, 6, 3, 2 oder 1 Blüthe (resp. Knospe) angelegt. Verzweigung zeigte nur ein Individuum. Dieses wies zur Zeit als die Conservirung in Alkohol erfolgte, folgende Maasse auf: Hauptspross 9 cm hoch, Seitensprosse $2^1/_2$ cm lang, und am Hauptspross vorhanden: drei in Reifung vorhandene, kräftige Fruchtknoten, vier offene Blüthen, drei Blüthenknospen; an den Seitenzweigen je drei Blüthenknospen. Der Stärke nach correspondiren die kräftigeren Pflanzen mit jenen des in Fig. 11, Taf. XII bei Wettstein dargestellten Pflänzchens von *Euphrasia Rostkoviana*, das ebenfalls einer Kultur auf Gras entstammt.

Bemerkenswerth ist, dass auch die Zwergpflanzen dieser Kultur, die es nur auf 1—2 Blüthen brachten, gegenüber jenen, die in der Dichtsaat-Kultur ohne Wirth auftraten, und wie eines in Fig. 6, Taf. I dargestellt ist, habituell abwichen. Sie zeigten eine etwas geringere Stauchung der Internodien, und wenigstens die oberen, der Blüthe genäherten Blätter waren mehr in die Fläche gewachsen. Hingegen wieder war das stärkste Exemplar (Fig. 5, Taf. I) der Dichtsaat-Kultur ohne Wirth kräftiger entwickelt als die vier schwächsten Exemplare der Gras-Kultur.

Die beiden besprochenen Kulturen „mit Wirth" von *Odontites Odontites* und *Euphrasia stricta* zeigen in klarer Weise den Einfluss des durch den Parasitismus gewonnenen Nahrungszuschusses. In solchen Kulturen gelingt es stets, einige Pflanzen zu kräftiger Entfaltung zu bringen; die besten Pflanzen erreichen eine 3—4fach stärkere Entwickelung als die stärksten Exemplare in den Dichtsaat-Kulturen ohne Wirth. Dass auch da einzelne Individuen verkümmern, erklärt sich leicht. Nicht alle finden gleich günstigen Anschluss an die Wirthspflanzen; die früher aufgegangenen Individuen behindern die Entwickelung der späteren und werden von ersteren auch durch Aussaugung mittels an ihre Wurzeln angelegten Haustorien ausgenützt.

C. Entwickelungsfähigkeit ohne Wirth und ohne Saprophytismus.

Die Dichtsaat-Kulturen von *Odontites Odontites* und *Euphrasia stricta* ohne Wirth hatten einen augenfälligen Unterschied in dem

Anspruch an, durch Parasitismus erworbenen Nahrungszuschuss bei den genannten beiden Schmarotzern verrathen. *Euphrasia stricta* erwies sich als viel bedürftiger in dieser Hinsicht, und die p. 92 erwähnten Versuche 2, 3 und 4 zeigen dies augenscheinlich. Insbesondere lässt der Versuch 4 schliessen, dass ohne Parasitismus die Entwickelung der Individuen sehr eng begrenzt sein muss, dass ohne diesen *Euphrasia stricta* gewiss nicht zum Blühen und Fruchten gelangen kann.

Auch darin stimmt mein Versuchsergebniss bezüglich *Euphrasia* mit jenem Koch's überein. Er sagt p. 31: „Die beiden verglichenen Pflanzen (*Rhinanthus* und *Euphrasia*) sind somit echte Parasiten. Zu ihrem Aufkommen ist, wie die Kultur-Versuche zeigen, der Parasitismus unbedingt nothwendig, und somit nicht bloss facultativ oder nur nebenher betrieben."

Odontites Odontites ist zwar ebenfalls ein Schmarotzer, aber seine selbstständige Ernährungsthätigkeit ist entschieden höher als bei *Euphrasia*, wie am schlagendsten der nachstehend zu beschreibende Versuch lehrt.

Derselbe resultirt aus der im I. Abschnitt, p. 81 beschriebenen Versuchsreihe. Das an dieser Stelle Nöthige sei hier wiederholt. Im Sommer 1895 gesammelte Samen wurden am 30. October 1895 in kleinen, mit Flusssand gefüllten Töpfchen ausgesäet. In dem Töpfchen c_1, wo drei Samen nebeneinander ausgelegt worden waren, ging am 14. Februar 1896 ein Keimling auf, die übrigen keimten nicht; in dem Töpfchen a_1 (wo überhaupt nur ein Same gesäet worden war) trat am 21. Februar die Keimung ein. In jedem Töpfchen entwickelte sich also eine einzelne Pflanze von *Odontites*, eine Zugabe eines Wirthes unterblieb[1]). Ueber die Entwickelung dieser Pflanzen seien nun die betreffenden Tagebuch-Notizen wiedergegeben:

Am 22. Mai. Die Pflanze in a_1 relativ gross, beinahe 6 cm hoch. Neun Blattpaare, die Blätter allerdings schmal.

Die Pflanze in c_1 etwas schwächer; $4^1/_2$ cm hoch. Sechs lebende Blattpaare, Kotyledonen vertrocknet.

Am 3. Juni. Die Pflanze in a_1 hat 13 Blattpaare; die Blätter

1) Bei anderen Töpfchen der Versuchsreihe 5 (vergl. p. 81) wurden nachträglich Wirthe hinzugesetzt. Von diesen wird später die Rede sein.

werden jetzt etwas stärker, zeigen aber b_2[1]) gegenüber doch nur die halbe Grösse. Diese Pflanze kommt vielleicht zum Blühen.

Die Pflanze in c_1 besitzt acht Blattpaare.

Am 13. Juni. Pflanze in a_1 kräftig, 16 Blattpaare.

Pflanze in c_1 bleibt zurück, 11 Blattpaare.

Am 3. Juli. Die Pflanze in a_1 ist ohne Parasitismus zur Blüthe gelangt. Sie besitzt noch die Kotyledonen, weiter 20 Blattpaare. Vier Blüthen sind entfaltet, vier als Knospen vorhanden. In den Achseln der unteren Blätter sind Seitentriebe angelegt.

Diese Pflanze ist in Fig. 8, Taf. I abgebildet, da sie in der eben beschriebenen Entwickelungsphase in Alkohol aufbewahrt wurde. Es ist kaum zu bezweifeln, dass die relativ kräftige Pflanze, die noch in Weiterentwickelung begriffen war, auch einige Früchtchen gereift hätte. Das Wurzelsystem, das in der Figur nur zum geringen Theil wiedergegeben ist, wurde so wie bei dem Exemplar in Fig. 5, Taf. I nach sorgfältigem Austopfen freigelegt und genau untersucht. Von Haustorien fand sich keine Spur. Nur eine der obersten Seitenwurzeln zeigte eine gallenartige Verdickung; vermuthlich dürfte es in der That eine gallenartige Bildung gewesen sein.

Wie man sieht, ist die Pflanze in Fig. 8, Taf. I viel kräftiger als die der Dichtsaat-Kultur ohne Wirth II, (vergl. p. 89) entstammende, in Fig. 2, Taf. I dargestellte. Sie steht aber den kräftigsten Pflanzen, die aus der Dichtsaat-Kultur ohne Wirth I (vergl. p. 88) hervorgingen, nach.

Noch ist über das Schlussresultut mit der Pflanze im Töpfchen c_1 zu berichten. Auch diese Pflanze gelangte zur Anlage von Blüthenknospen, die aber nicht zur Entfaltung kamen. Sie ging Ende Juli ein.

Odontites Odontites vermag sich also auch ohne Parasitismus und Saprophytismus, dank seiner Wurzel und Assi- [illegible]onsthätigkeit, zu entwickeln, zu blühen und wohl

---

[1]) Das bezieht sich auf ein einzeln am 14. Februar 1896 aufgegangenes Pflänz- [illegible] *Odontites*, neben dem am 5. Mai einige *Trifolium pratense*-Samen ausgesäet [illegible] Die Wurzeln der später aufgegangenen *Trifolium*-Pflanzen wurden vom [illegible] ergriffen.

auch zu fruchten. Die so herangewachsenen Pflanzen sind gegenüber jenen, welche unter dem Parasitismus günstigen Verhältnissen aufwuchsen, allerdings schwach und klein, aber sie durchlaufen offenbar den gesammten Lebenscyklus vom Samen bis zur Production neuer Keime.

Dieses Durchlaufen des gesammten Lebenscyklus ohne Parasitismus würde sicherlich nicht allen Individuen von *Odontites Odontites* gelingen, wie ja schon der angeführte Versuch zeigt; immerhin ist es lehrreich, dass es für einzelne gilt, und es bestätigt den Ausspruch, dass *Odontites Odontites* eine energischere selbstständige Ernährungsthätigkeit besitzt als *Euphrasia*, zu welchem uns schon das Verhalten in den Dichtsaat-Kulturen ohne Wirth geführt hat. Wenn Koch, l. c., p. 31, für *Rhinanthus* und *Euphrasia*, sagt: „Eine directe Wurzelthätigkeit spielt, wie die Versuche lehren, keine oder nur eine untergeordnete Rolle," so trifft dieser Satz für die von ihm untersuchten Vertreter dieser Gattungen wohl zu, er kann aber unmöglich auch auf *Odontites Odontites* ausgedehnt werden. Damit im Einklang steht denn auch, die schon p. 85 erwähnte, relativ reichliche Bildung von Wurzelhaaren bei *Odontites*[1]).

1) Nachträglich bemerke ich, dass für das hier dargelegte Verhalten von *Odontites Odontites* ein Hinweis bereits in der älteren Literatur vorliegt. In der Botan. Zeitung, Jahrg. 1849, p. 16 ist eine „Kurze Notiz" über einen Bericht des Prof. Henslow im Gardener Chronicle, No. 39 enthalten. Es heisst da: „Die Exemplare der *Odontites rubra* kamen freudiger als die des *Rhinanthus* auf und blühten sämmtlich, sowohl die bei, als die fern von anderen Pflanzen. Sie hatten eine Menge von Saugwarzeln, welche sich an die von Weizen- und Gerstenpflanzen angeheftet hatten, und in zwei Fällen verfolgte er Wurzelfasern der *Odontites*, welche sich mehr als einen Fuss lang von der Stelle, wo die Pflanze wuchs, ausgebreitet, bis sie die Fasern der Gerste erreicht und sich mit diesen vermischt hatte. In einigen Fällen konnte er keine Spur von Saugwarzen und nichts von irgend einer Anheftung an die Wurzeln anderer Pflanzen bemerken."

Diese Versuche Henslow's sind nicht genügend exact ausgeführt, um die selbstständige Ernährungsfähigkeit für *Odontites* zu erweisen. Es handelt sich offenbar um Versuche im Freiland, und es bleibt zweifelhaft, ob die scheinbar isolirt stehenden Exemplare nicht doch theilweise an den Wurzeln anderer Pflanzen oder anderer Individuen der eigenen Art mit Haustorien sich angesaugt hatten, um so mehr als auch speciell auf das weite Ausgreifen der Wurzeln hingewiesen wird.

Zu erwähnen bleibt noch, dass Kunze (Ueber Parasitismus der Rhinanthaceen von J. Decaisne, mit einigen Anmerkungen von G. Kunze, Botan. Zeitung 1848, p. 25) berichtet: „aus den drei Gattungen (*Alectorolophus*, *Melampyrum*, *Odontites*) ist es, mehrfacher Versuche ungeachtet, auch mir nie geglückt, Pflanzen aus Samen zu erziehen."

Die Frage ist nun die, als was hat man die *Odontites Odontites* zu bezeichnen, nachdem nachgewiesen ist, dass sie auch ohne Parasitismus bestehen kann. Als „facultativen Parasiten"? Ich meine nicht. Der Parasitismus ist der *Odontites* zu ausgeprägt eigen und ohne denselben bleibt sie verhältnissmässig ja doch nur ein Kümmerling. Mit Recht sagt auch Pitra[1]), da er *Pedicularis comosa* bespricht, welche sich der *Odontites* ähnlich verhält, „aber auf jeden Fall ist dieser Zustand doch nicht der natürliche, sogar *Pedicularis comosa* sucht sich, wenn sie in der Natur frei wächst, an Wurzeln anderer Pflanzen anzusetzen." Dies gilt noch weit mehr, glaube ich, für *Odontites Odontites*. Sie bleibt und ist ein Parasit und wir begnügen uns mit der interessanten, erkannten Thatsache, dass sie sich zur Noth auch ohne Parasitismus durchzufretten vermag.

Ueberblicken wir die im III. Abschnitte unter A, B und C vorgeführten Kulturen, so zeigt sich, dass in der Ausprägung des Parasitismus zwischen den einzelnen Gattungen der Schmarotzer stufenweise Verschiedenheit waltet. Solche Verschiedenheiten waren ja von vornherein anzunehmen und sind ja zum Theil bekannt[2]), doch sind sie jeweilig erst durch das Experiment nachzuweisen. Dies geschah hier für *Odontites Odontites* und *Euphrasia stricta*. *Orthantha lutea* schliesst sich diesbezüglich wohl enger an *Euphrasia* an, oder dürfte zwischen beiden stehen. So wie es für *Pedicularis* bekannt ist, dürfte sich aber eine solche stufenweise Verschiedenheit auch zwischen den Arten einer und derselben Gattung auch für andere Genera der Rhinanthaceen ergeben. Ich vermuthe z. B., dass *Euphrasia minima* eine solche Art ist, die sich im Nothfalle ohne Parasitismus bis zur Blüthen- und Frucht-

---

1) „Ueber die Anheftungsweise einiger phanerogamer Parasiten an ihre Nährpflanzen." Botan. Zeitung 1861, p. 66.

2) Kunze (Botan. Zeitung 1848, p. 24) berichtet, dass im Leipziger botan. Garten „einige Arten von *Pedicularis* (auch zwei Arten von *Castilleja*) aus Samen erzogen und theilweise zur Blüthenentwickelung gebracht worden sind. Die Arten sind *P. comosa*, jährlich in mehreren Exemplaren blühend und Früchte habend, *P. sudetica* und *P. Friderici Augusti*. Letztere starb vor dem Blühen." Deshalb sagte schon Pitra, l. c., p. 66: „Man muss ferner annehmen, dass einige Rhinanthaceen, wie *Pedicularis comosa*, viel weniger von ihren Nährpflanzen abhängig sein mögen, da sie vergleichungsmässig sehr wenig Saugwarzen haben, im Gegentheil die meiste Nahrung aus der Erde nehmen. Darum kann es geschehen, dass solche Schmarotzer im Nothfalle, wenn ihnen eine Nährpflanze fehlt, dieselbe auch entbehren können, mit der Bodenflüssigkeit allein sich begnügend."

bildung aufzuschwingen vermag. Ich sah z. B. am Aufstiege zum Hühnerspiel am Brenner, in einer steinigen Halde, zwergige Exemplare stehen; neben den meisten derselben war keine Wirthspflanze erkennbar. Die Stämmchen dieser Pflanzen erreichten 2—3 cm Höhe, die Blätter 2—3 mm Länge, 1—1½ mm Breite. Von anderen Standorten habe ich Pflänzchen, vielfach in der Höhe des Hauptstammes den genannten gleich, aber mit drei bis vier dem Hauptstamme ähnlich kräftigen Seitensprossen, die Blätter 7 mm lang und 5 mm breit, auch darüber. Ich vermuthe, dass im ersteren Falle eine „Hungerform" vorliegt, repräsentirt durch Pflänzchen, welche sich ohne Zuschuss von parasitisch erworbener Nahrung entwickeln mussten, oder wo doch der auf diesem Wege erlangte Zuschuss sehr gering, eventuell nur den eigenen Artgenossen entnommen war. Ich habe Versuche eingeleitet, um allenfalls eine experimentelle Bestätigung dieser Vermuthung zu erhalten; hier sei auf die Möglichkeit eines solchen Verhaltens nur hingewiesen.

Schwer zu entscheiden dürfte die Frage sein, ob solche Arten, die wie *Odontites Odontites* auch ohne Parasitismus zur Noth auszukommen vermögen, in Rückbildung begriffene Parasiten sind, oder solche, bei welchen der Parasitismus erst später erworben wurde und die deshalb zu einer energischeren Wurzel- uud Assimilationsthätigkeit noch geeigneter sind. Ich würde eher zu ersterer Auffassung hinneigen, halte unsere Kenntnisse aber noch für zu gering, um die Discussion dieser Frage einigermassen berechtigt erscheinen zu lassen.

IV. Kann *Odontites Odontites* bei Ausschluss des Parasitismus saprophytisch thätig sein, und bildet sie unter solchen Bedingungen Haustorien?

Es wurde von Koch für *Rhinanthus minor*[1]) und *Euphrasia*[2]) darauf hingewiesen, dass auf die parasitische Ausnützung der ergriffenen Wirthswurzeln noch eine saprophytische folgt; ebenso betonte ich für *Lathraea*[3]), dass sie zwar in der Regel gewiss nur an lebendes Gewebe ihre Saugorgane anschliesst, doch auch die ge-

1) l. c., p. 28 u. 33.

2) l. c., p. 31.

3) Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten, p. 54.

tödteten Wurzeln saprophytisch auszunützen scheint. Diese Art von Saprophytismus hatte ich bei Aufstellung obiger Frage indess nicht im Auge. Ich wollte feststellen, ob *Odontites Odontites* auch durch Humuspartikelchen zur Haustorienbildung angeregt wird, ob sie auch in von vornherein todtes Gewebe vordringt und dieses mittels der gleichen Organe auszunützen versteht, wie sie es bei parasitischer Thätigheit thut. Nach Koch[1]) haben wir in *Melampyrum pratense* L. eine Rhinanthacee, die jedenfalls hauptsächlich saprophytisch lebt und dabei wesentlich die gleichen Haustorien bildet wie die parasitischen Verwandten. Hingegen dürfte den Angaben von Solms-Laubach[2]), sowie den Standortsverhältnissen nach, *Melampyrum arvense* sich vorwiegend parasitisch ernähren.

Mit Recht sagt Koch[3]), dass die „facultativen Schmarotzer" (d. i. die grünen Halbparasiten) zum Mindesten des facultativen Saprophytismus verdächtig sind, und dass es nichts Befremdendes hätte, wenn Parasitismus und Saprophytismns bei einer und derselben Pflanze Hand in Hand gehen. Für *Odontites Odontites* schien mir dies besonders wahrscheinlich, doch muss ich gleich sagen, dass mein diesbezüglicher Versuch verunglückte und so erst eine Wiederholung desselben eine Entscheidung dieser Frage herbeiführen kann.

Am 22. Mai wurden in einem Topf, gefüllt mit humoser, aus gröberen Partikelchen bestehender Erde, einige Samen von *Odontites Odontites* ausgesäet. Ein einzelnes Pflänzchen ging auf, kam bis zur Bildung von Blüthenknospen und gestaltete sich ziemlich kräftig. Während meiner Abwesenheit in den Ferien verunglückte aber die Kultur, und ich war nicht in der Lage zu prüfen, ob am Wurzelwerk der Pflanze Haustorien vorhanden waren. Darin aber ist ja das Entscheidende gelegen, nachdem gezeigt wurde, dass auch ohne Parasitismus und Saprophytismus (Kultur einer einzelnen Pflanze im Flusssand) eine *Odontites Odontites* bis zur Blüthe gebracht werden kann[4]).

---

1) Ueber die directe Ausnutzung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1887.

2) Ueber den Bau und die Entwickelung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. Pringsheim's Jahrb., Bd. VI, p. 566.

3) An eben angezogenem Orte, p. 363.

4) Zwei Pflänzchen von *Odontites Odontites*, welche im diesjährigen Frühlinge einzeln in mit humoser Erde gefüllte Töpfchen gesetzt wurden, gingen frühzeitig ein.

V. Die Nährpflanzen; Auswahl und Schädigung derselben.

In wie weit eine Auswahl von Nährpflanzen durch die grünen Rhinanthaceen stattfindet, darüber sind wir noch sehr wenig unterrichtet. Vom *Rhinanthus* wissen wir, dass seine Haustorien sowohl an Wurzeln dikotyler Pflanzen, als an solchen monokotyler gefunden werden. Von *Euphrasia* sagt Koch[1]): „Den Rhizomen der Gräser waren die Haustorien der *Euphrasia* niemals angesaugt. Auch das Ergreifen dikotyler Wurzeln ist selten und beschränkt sich nach meinen Erfahrungen so ziemlich auf die Fälle, in denen die Pflanzen untereinander in parasitische Verbindung treten.“

Wettstein[2]) betont in seiner Monographie der Gattung *Euphrasia* mit Recht, die Schwierigkeit der Feststellung der Wirthspflanzen: „Die Schwierigkeit liegt zunächst darin, dass bei der ausserordentlichen Zartheit des Wurzelsystems und bei dem Umstande, dass zur Zeit der Blüthe der *Euphrasia* die Nährwurzeln schon dem Absterben nahe sind, daher leicht reissen, die Sicherstellung des Zusammenhanges zwischen Parasit und Wirthspflanze in der freien Natur in den seltensten Fällen nur glückt. Im Wege des Kulturversuchs sind die Schwierigkeiten nicht geringer, da man bei der Wahl der Nährpflanze gewöhnlich geradezu auf's Rathen angewiesen ist. Soviel ich bisher feststellen konnte, spielen unter den Nährpflanzen der *Euphrasia*-Arten Monokotylen, und zwar Gramineen und Cyperaceen, die Hauptrolle, doch scheinen die Euphrasien geradeso wie andere Parasiten unter den ihnen zur Verfügung stehenden Arten eine Auswahl zu treffen und nur dann normal zu gedeihen, wenn ihnen bestimmte Pflanzen zur Verfügung stehen.“

Wie man sieht, ist im Allgemeinen die Neigung vorhanden, diesen Parasiten eine mehr oder minder weitgehende Auswahl der Wirthspflanzen zuzuschreiben, insbesondere werden für *Euphrasia* die Monokotylen besonders hervorgehoben. Es ist auch erklärlich, dass die Glumaceen als Wirthe derselben wesentlich hervortreten; zum Theil ist dies schon eine Folge der einer Mehrzahl der grünen Schmarotzer gewöhnlich eigenen Standorte: Wiesen,

---

1) l. c, p. 29.
2) a. a. O., p. 28.

grasige Halden u. s. w. Ich neige aber zur Anschauung, dass
Auswahl der Wirthspflanzen bei der Mehrzahl der grünen H
schmarotzer keine weitgehende ist, sondern dass sie ergreifen,
sie eben finden, soweit ihnen bei manchen Pflanzen nicht viellei
durch gewisse Einrichtungen Schwierigkeiten gegen das Eindrin
der Haustorien entgegentreten mögen. Dabei werden sie allerdi
von einem oder dem andern Wirth besser bedient werden, auf i
also besser und kräftiger gedeihen als auf einem anderen, ihn da
im gewissen Sinne bevorzugen. Die Eigenthümlichkeit der Sta
ortsverhältnisse mag es dann vielleicht bei einzelnen Arten da
gebracht haben, dass sie sich einer geringeren und bestimm
Anzahl von Wirthspflanzen besonders angewöhnt haben.

Nur das Experiment wird uns über derartige Fragen A
schluss zu geben vermögen; ich hoffe später eingehend auf Gr
schon vorbereiteter, ausgedehnter Versuche, diese Frage erört
zu können. Die nachstehenden bisherigen Ergebnisse mögen
kleiner Beitrag zu derselben angesehen werden.

1. *Odontites Odontites.*

1. Versuch. Am 27. Februar 1896 wurden sechs Samen
Vicia sativa in einem grösseren Topf ausgesäet und neben drei d
selben je einige Samen der *Odontites Odontites*. Da bis 11. A
keine Keimlinge von *Odontites* erschienen, so wurden vom gleic
Saatgut nochmals Samen nachgesäet. Am 15. Mai war nur
Keimpflänzchen vorhanden, es wurden nun noch einige *Odonti*
Samen (1895er Ernte, aus Prag erhalten) nachgepflanzt.

Am 3. August notirte ich über diese Kultur. „Neben
Vicien ist in dem Topfe noch eine *Graminee* und *Pisum* auf
gangen. Das kräftigste Exemplar von *Odontites* steht neben d
Gras. Es hat vier Seitentriebe mit bis zu zehn Blattpaaren; Hau
pross und Seitentriebe blühen, Haustorien zahlreich. (Die Pfla
wurde sammt dem Grase ausgestochen.) Einige kräftige, aber n
nicht blühende Exemplare stehen auf *Vicia sativa*. Seitenspro
angelegt in den Achseln der Blätter des dritten Paares über
Kotyledonen, und der drei bis vier folgenden Paare. Untere Int
nodien gedrängt. Haustorien reichlich auf den Wurzeln der *V*
sativa sitzend. Nach Abzug dieser zur Untersuchung verwende
Exemplare verbleiben im Topfe ein paar kräftige *Odontites*-Pflanz

ziemlich isolirt von den Wirthspflanzen stehend, und einige schwächere, welche auf *Pisum* ansitzen dürften."

Bei meiner Rückkehr von den Ferien fand ich diese Pflanzen blühend und fruchtend vor.

2. Versuch. Samen von *Odontites Odontites* (ges. Ende Juli 1895) werden am 30. October 1895 in kleinen Töpfchen, gefüllt mit Flusssand, ohne Zugabe eines Wirthes ausgesäet[1]). Die Töpfchen, in denen je ein Keimling aufging, trugen die Signatur a_4, a_5, b_2 und b_3. Die Keimung erfolgte zwischen 14. Februar—26. Februar 1896. Am 27. Februar wird in jedes Töpfchen neben den Parasiten ein Same von *Vicia sativa* ausgelegt, der in den Töpfen a_4 und a_5 aber nicht aufging. Auch in den Töpfen b_2 und b_3 gedieh die *Vicia* schlecht. Wirth und Parasit (b_2, b_3) werden am 9. April in grössere Töpfe gebracht, um den Sand herum kommt Gartenerde. Weil die Vicien dem Absterben nahe sind, erfolgt am 5. Mai Aussaat einiger *Trifolium*-Samen (*pratense*) neben den Parasiten. Dasselbe geschah mit den Kulturen a_4 und a_5 schon am 16. April.

Es mögen nun einige Tagebuchnotizen über diese Kulturen folgen:

22. Mai. Die Pflanze in b_2 ist am kräftigsten, 12 Blattpaare (Kotyledonen und nächst höheres Paar abgestorben).

b_3 schwach, vier Blattpaare, Kotyledonen abgestorben, Höhe $3^1/_2$ cm.

Die Pflanze in a_4 ist nach b_2 am besten entwickelt. Höhe gut 6 cm, zehn Blattpaare. Jene in a_5 scheint sich mit der Zugabe von *Trifolium* zu kräftigen, $4^1/_2$ cm hoch, neun Blattpaare.

3. Juni. b_2 hat 17 Blattpaare, in den Achseln von fünf Paaren sind Blüthen angelegt.

b_3: Beginn einer Kräftigung bemerkbar, fünf Blattpaare.

a_4: 17 Blattpaare, Anlage von Blüthenknospen in den Achseln der Blätter zweier bis dreier Paare erkennbar.

a_5: zwölf Blattpaare.

---

1) Hier fand die Versuchsreihe 5 des I. Abschnittes weitere Verwendung; vergl. p. 81.

13. Juni. Die Pflanze in b_2 entfaltet die ersten Blüthen, neun Paare von Blättern stützen Blüthenknospen; zwei unterhalb der Blüthen stehende verkümmern. Das *Trifolium* neben dem Parasiten sieht sehr schwach aus, die Blättchen klein.

b_3: sieben Blattpaare.

a_4: 20 Blattpaare, 6 Paare mit Blüthenknospen; *Trifolium* schwach.

a_5: 12 Blattpaare, Anlage von Blüthenknospen beginnt in den Achseln der Blätter dreier Paare.

15. Juni. Die Pflanze in b_2 wird ausgetopft und in Alkohol als Präparat conservirt. Die Wurzeln von *Odontites Odontites* haben die *Trifolium*-Wurzeln mittels zahlreicher Haustorien ergriffen.

30. Juni. Die Pflanze in a_4 blüht; 22 Blattpaare, vier Blüthen, sechs grössere Knospen, Gipfel in Weiterentwickelung begriffen. Unter den Blüthen ein Knospenpaar verkümmert.

In a_5: 16 Blattpaare, drei Blüthen, oberhalb zwei grosse Blüthenknospen, Gipfel in Weiterentwickelung, fünf unterhalb der Blüthen befindliche Knospen verkümmert. Bei beiden Pflanzen ist das nebenstehende *Trifolium* sehr schwach und kleinblättrig.

Die beiden Pflanzen wurden ausgetopft; auch hier fanden sich Haustorien an den Wurzeln des Klees angesaugt.

Die Pflanze in b_3 wurde geknickt und ging ein.

2. *Euphrasia stricta* Host.

Am 27. Februar 1896 wurden sieben Samen der *Vicia sativa* in einem grösseren Topf ausgesäet, neben jeden auch einige Samen von *Euphrasia*. Die ersten Keimlinge des Parasiten erschienen am 17. März. Am 15. Mai notirte ich: 16 Keimpflänzchen vorhanden; die grössten haben drei Blattpaare und sind nicht viel über 1 cm hoch. Ein unmittelbar neben *Vicia* stehender Keimling erscheint den übrigen gegenüber gar nicht gefördert. Später entwickelten sich ein paar Pflänzchen kräftiger, und wäre eines wahrscheinlich zur Blüthe gekommen. Die Pflanzen wurden aber durch irgend ein Insect oder eine Insectenlarve abgefressen; nur soviel konnte an einem Exemplar festgestellt werden, dass es Haustorien auf einer *Vicia*-Wurzel aufsitzen hatte.

Diese Kulturen erwiesen also, dass sich *Odontites Odontites* an den Wurzeln zweier willkürlich ausgewählten dikotylen Wirthspflanzen, von *Vicia sativa* und von *Trifolium pratense*, wahrscheinlich auch an jenen von *Pisum sativum*, mittels Haustorien ansaugen konnte und zur Blüthe gelangte, und dass auch *Euphrasia stricta* Haustorien an den Wurzeln von *Vicia sativa* anzulegen vermochte. Auch für letztere ist es ferner wahrscheinlich, dass sie geblüht hätte, wenn sie nicht durch den oben erwähnten Umstand vorzeitig vernichtet worden wäre.

Besonders erwähne ich noch, dass die Kultur der *Odontites* auf *Vicia sativa* (1. Versuch) normale kräftige Pflanzen, mittlerer Stärke ergab. Sie als kräftig zu bezeichnen, ist mit Rücksicht darauf zutreffend, dass die Kultur in einem verhältnissmässig kleinen Topfe stattfand, und dass die Wirthspflanze sich wenig befriedigend entwickelt hatte. Die Blüthen übertrafen an Grösse um ein Drittel jene, welche das ohne Wirthspflanze bis zur Blüthe gebrachte Exemplar (Fig. 8, Taf. I.) trug.

Die Pflanzen auf *Trifolium* waren schwächlich, insbesondere sank die Blüthengrösse jenen auf *Vicia* gegenüber auf nahezu die Hälfte. Fig. 13, Taf. I zeigt eine Blüthe eines auf *Vicia sativa*, Fig. 14, Taf. I, jene eines auf *Trifolium* gezogenen Individuums. Die Ursache der schlechten Entwickelung ist aber bei den auf *Trifolium* gezogenen Pflanzen, wohl nicht in dem *Trifolium*, sondern in der verspäteten Zugabe des Wirthes zu suchen. Die *Odontites*-Pflänzchen keimten zwischen dem 14.—26. Februar, die Aussaat von *Trifolium* neben den Parasiten erfolgte aber erst am 16. April, bei den Töpfchen a_4 und a_5, und gar erst am 5. Mai bei den Töpfchen b_2 und b_3. Die Pflanzen waren also schon durch den ersten langen Hungerzustand geschwächt und konnten sich dann um so weniger erholen, als auch die verspätet zugegebenen Wirthspflanzen schon als schwache Keimlinge in Tribut gezogen wurden. Auch hier decken sich meine Beobachtungen mit den an *Euphrasia* von Koch gewonnenen. Er sagt p. 5: „In den ersten Wochen nach der Keimung machen, wie bereits erwähnt, die Pflänzchen sämmtlicher Kulturen die gleichen Fortschritte. Noch während eines derartigen Entwickelungsabschnittes wurde nun zu einigen der ausschliesslich mit Parasiten bestellten Töpfe — die Keimlinge besassen eine durchschnittliche Höhe von 3 cm — Gras zugesät. Diese Kulturen verhielten sich bis zu gewissem Grade ähnlich denjenigen von *Rhinanthus*, bei denen Parasit und

Wirth gleichzeitig ihre Aussaat fanden. Innerhalb der nächsten vier bis sechs Wochen verharrten die meisten der jungen Pflänzchen auf derselben niederen Entwickelungsstufe, dann starben sie successive ab. Auch die älteren derartigen Exemplare bleiben schmächtig und gelangen nicht einmal zur Anlage auch nur weniger Blüthen. Die zu spät zugegebene, während der ersten Hälfte der Vegetationszeit der Parasiten nahezu leistungsunfähige oder der noch schwachen Bewurzelung halber, wohl auch schwer zugängliche Nährpflanze vermag dem Schmarotzer nicht das für seinen Unterhalt nöthige Quantum von Nährstoffen zu liefern." — Auch unter diesen Verhältnissen bethätigte sich aber wieder die relativ bedeutendere selbstständige Ernährungsthätigkeit von *Odontites*. Denn die, wenn auch schwächlichen Pflanzen, brachten es doch zum Blühen, während die Euphrasien nach Koch nicht einmal zur Anlage von Blüthen gelangten.

Schädigung der Wirthspflanzen durch die grünen, parasitischen Rhinanthaceen werden allgemein angenommen, nur scheinen wir über das Maass des ungünstigen Einflusses noch wenig unterrichtet. Koch[1]) schreibt: „Ebenso wie bei *Rhinanthus* gereicht die Ansiedelung der *Euphrasia* ihren Wirthen keineswegs zum Vortheil. Die fortgesetzte Stoffentnahme und besonders die Zerstörung zahlreicher Nebenwurzeln kann nur eine nachtheilige Wirkung haben. Wenn dies nicht gerade auffällig hervortritt und sich weder in momentanem Nachlassen des Wuchses noch in Erkrankung der als Wirthe fast ausschliesslich in Betracht kommenden Gräser äussert, so liegt das in der überaus ausgiebigen Bewurzelung dieser Pflanzen."

Schärfer hebt den schädigenden Einfluss der Euphrasien Wettstein hervor[2]). „Ich konnte eine solche Schädigung direct constatiren, da im Prager botanischen Garten auf einer Wiese, die ich zu meinen Kulturversuchen benutzte, an Stellen, an denen 1893 Euphrasien massenhaft vorkamen, 1894 relativ kahle Flecke im Rasen sich zeigten".

Auf die Schädigung der Wirthspflanzen durch die Parasiten dürfte ich in einer nächsten Abhandlung über *Rhinanthus* näher eingehen. Hier seien nur ein paar Beobachtungen an den Kulturen mit *Odontites* erwähnt.

---

1) l. c., p. 22.
2) l. c., p. 29.

Die *Festuca ovina*, welche bei der p. 98 besprochenen Kultur als Wirth benutzt wurde, kam nicht zum Blühen. In den Kulturen (vergl. p. 109), wo zu den *Odontites*-Pflanzen nachträglich einige *Trifolium*-Samen zugesetzt wurden, blieben die Blättchen der jungen *Trifolium*-Pflanzen ausserordentlich klein. Gleich alte Pflanzen, welche den Angriffen eines Parasiten nicht ausgesetzt waren, zeigten um $^1/_3$ bis doppelt grössere Blättchen.

VI. Ueber die Dauer der Keimfähigkeit der Samen und die Keimungszeit.

Ueber die Frage, wie lange die Samen der parasitischen Rhinanthaceen ihre Keimfähigkeit bewahren, sind erst in letzter Zeit einige Angaben gemacht worden. Koch[1]) stellte für *Rhinanthus* und *Euphrasia* nur fest, dass bald nach der Reifung ausgesäete Samen im nächsten Frühjahr keimen, und für erstere, dass die gleichen Samen im April des nächsten Jahres ausgesäet, im selben Jahre nicht keimten. Er sagt deshalb: „Die Samen von *Rhinanthus* bedürfen entweder eines langen Liegens im Boden, oder sie keimen, und das scheint das Wahrscheinlichere zu sein, nur im ersten Frühjahre. Sicher lässt sich letzteres erst an dem Schicksal der neuen Aussaaten fesstellen." Eine Mittheilung über das Ergebniss dieser Aussaaten wurde meines Wissens nicht gemacht.

Ich selbst habe für *Lathraea Clandestina* die hier in Betracht kommenden Momente in folgende Punkte zusammengefasst[2]):

1. (4.) Die Samen von *Clandestina*, welche in der Regel Ende Juni (in Innsbruck) zur Reife kommen, können noch im Herbste des gleichen Jahres keimen.

2. (5.) Die Samen keimen jedoch unter anscheinend gleichen Bedingungen zehr ungleichzeitig und bewahren ihre Keimfähigkeit auch mehrere Jahre[3]).

3. (6.) Die Keimung der Samen erfolgt wohl grösstentheils

1) In den angezogenen Abhandlungen, p. 3 u. 4.

2) „Die Keimung von *Lathraea*." Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Jahrg. 1894, p. 127.

3) Hier ist wahrscheinlich der Zusatz berechtigt: jedoch nur, wenn sie nach der Reifung sogleich ausgesäet oder doch in einer Weise aufbewahrt werden, welche ein stärkeres Austrocknen der Samen verhindert.

während des Frühjahres oder des Herbstes, in den Perioden gesteigerter Bodenfeuchtigkeit; unter geeigneten Bedingungen dürfte sie aber auch während des Sommers erfolgen können.

Endlich hat Wettstein[1]), gestützt auf seine Versuche, sich für berechtigt gehalten, für *Euphrasia* mit Sicherheit folgende zwei Thesen aufzustellen:

1. (2.) Die Keimung erfolgt unabhängig vom Zeitpunkte der Aussaat im Frühjahre (in Prag im März und April).

2. (3.) Die Samen verlieren, wenn sie nicht im nächsten Frühjahre zur Keimung kommen, ihre Keimfähigkeit. Die Keimfähigkeit scheint kurz nach der Zeit der normalen Keimung verloren zu gehen.

Dass diese Sätze wenigstens für *Odontites Odontites* (*Euphrasia Odontites*) nicht zutreffen, wird schon aus dem Verfolg der im I. Abschnitte geschilderten Kulturen ersichtlich. Ergänzt wurden dieselben durch einige ad hoc später angestellte Versuche. Ebenso gelten die Wettstein'schen Sätze auch nicht für die Gattung *Euphrasia*, bei engerer Fassung der Gattung, wie es die unten anzuführenden Versuche mit *Euphrasia stricta* zeigen.

Es ist am übersichtlichsten und der kürzeste Weg, die diesbezüglichen Versuche in einer Tabelle vorzuführen.

1. *Odontites Odontites.*

Uebersichtliche Gruppirung von in den früheren Abschnitten besprochenen Kulturen (1—5) und weiterer ad hoc angestellter ergänzender Versuche (6—12).

Samen-Ernte	Aussaat	Keimung



	Samen-Ernte	Aussaat	Keimung
6.	1894	27. Februar 1896	Keimung reichlich, 28. März 1896; die Kultur skartirt.
7.	1894	28. März 1896	16. April 1896.
8.	1894	16. April 1896	27. April 1896 zwölf Keim-Pflänzchen vorhanden.
9.	1894	6. Mai 1896	22. Mai 1896 sechs Keimlinge vorhanden.
10.	1894	22. Mai 1896	3. Juni 1896 drei Keimlinge vorhanden, 22. Juni deren fünf.
11.	1894	23. Juni 1896	23. Juli 1896 drei Keimlinge vorhanden[1]).
12.	1894	25. Januar 1897 Dichtsaat	3. März 1897 drei Keimlinge vorhanden.
13.	1895	30. December 1896 Dichtsaat, grosser Topf	3. März 1897 zwölf Keimlinge vorhanden[2]).

2. *Euphrasia stricta.*

1.	1894 Prag	27. Februar 1896 Dichtsaat	20. März 1896 ein Keimling.
2.	1895	27. Februar 1896	17. März 1896.
3.	1895	28. März 1896 drei kleine Töpfe Dichtsaat	16. April 1896; zwei Töpfe gleich skartirt, im dritten am 2. Mai über 20 Keimlinge.
4.	1895	16. April 1896 zwei kleine Töpfe Dichtsaat	2. Mai 1896, in jedem Topfe vier Keimlinge; 22. Mai sieben und zehn Keimlinge, Töpfe skartirt.
5.	1895	22. Mai 1896 zwei kleine Töpfe Dichtsaat	3. Juni 1896; der erste Topf enthält sieben, der zweite zwei Keimlinge.

1) Diese Daten geben nicht immer auf den Tag das Erscheinen der Keimlinge an. Das lag ja nicht in der Fragestellung begründet. In dem Versuche 11 waren die drei Keimpflänzchen gewiss schon früher erschienen, constatirt wurde ihre Anwesenheit bei der Revision am 23. Juli.

2) Es ist zu erwarten, dass in No. 12 u. 13 sich die Zahl der Keimlinge noch beträchtlich erhöht (geschrieben 3. März 1897). Das traf zu bei No. 13, wo am 1. April 30 Pflänzchen vorhanden sind, in No. 12 keimten bis dahin im Ganzen fünf Samen. Im dritten Jahre scheint die Keimfähigkeit schon wesentlich beschränkt zu sein.

	Samen-Ernte	Aussaat	Keimung
6.	1895	23. Juni 1896 zwei kleine Töpfe (7 cm Durchm.) Dichtsaat	1896 keine Keimung. Am 23. Februar 1897. 3. März erster Topf 22 Keimlinge, zweiter Topf 34 Keimlinge.
7.	1895	24. Januar 1897	15. Februar 1897. 3. März 36 Keimlinge.

Es mag nun versucht werden, die Ergebnisse der vorliegenden tabellarisch gegebenen Versuche zu discutiren, um mit Heranziehung einiger anderer Fragen zu bestimmter gefassten Sätzen über Keimungsbedingungen und die Dauer der Keimfähigkeit der Samen bei den grünen parasitischen Rhinanthaceen zu kommen.

Für *Lathraea* habe ich nachgewiesen, dass die Keimung schon in demselben Jahre, in welchem die Samen reiften, erfolgen kann. Für *Rhinanthus* hat hingegen Koch gezeigt, dass dies nicht der Fall ist. Die Ende Juni 1887 gesammelten und ausgesäeten Samen keimten erst im folgenden Frühjahr. Ein gleiches Resultat erhielt ich, nebenbei bemerkt, mit *Rhinanthus major*. Mit anderen Rhinanthaceen, speciell *Odontites Odontites* und *Euphrasia stricta* wurden eigene diesbezügliche Versuche allerdings nicht angestellt. Wohl wurden am 10. August 1896 im freien Boden des botanischen Gartens zur Entscheidung anderer Fragen einige Scheiben mit *Euphrasia Rostkoviana* besäet, und habe ich nicht beobachtet, dass Keimlinge daselbst noch im Laufe des Jahres 1896 aufgetreten wären. Doch möchte ich darauf kein Gewicht legen, da derartige Kulturen viel weniger gut sich beobachten lassen als Topfaussaaten, und ein Uebersehen von einzelnen Keimlingen sehr leicht vorkommen könnte. Immerhin halte ich es für wahrscheinlich, dass auch die übrigen grünen parasitischen Rhinanthaceen sich gleich verhalten wie *Rhinanthus*, d. h. erst in dem der Samenreife folgenden Jahre keimen. Dies von *Lathraea* abweichende Verhalten würde ja auch biologisch gut begründet erscheinen. Die Samen von *Lathraea* keimen vor allem überhaupt nur, wenn sie an eine geeignete Nährwurzel gelangt sind, und die Pflanzen entwickeln sich zudem unterirdisch. Die Samen, welche keimen, sind also naturgemäss unter den Schutz einer mehr oder minder beträchtlichen Bodendecke gelangt, die durch den Laubfall der Wirthsbäume im Herbste noch wesentlich erhöht wird. Die Keimlinge haben also Aussicht, den Winter zu überdauern und in ihrer Entwickelung nicht beeinträchtigt zu sein. Nicht so günstig lägen die Verhält-

nisse vor Allem für die anuellen grünen Parasiten der Rhinanthaceen. Die wenigsten Pflanzen könnten ihren Lebenscyklus vollenden, meist würden sie schon vor dem Blühen und Fruchten den Herbstfrösten verfallen.

Mit Sicherheit ergeben die Versuche mit *Odontites Odontites*, dass die Samen nicht schon im ersten Jahre nach der Reifung ihre Keimfähigkeit verlieren, sondern sie mindestens zwei, sogar drei Jahre bewahren können [vergl. die Versuche in der Tabelle unter No. 3 und unter No. 6—13][1]).

Ferner steht fest, dass bei *Odontites* die Keimung keineswegs streng an die Frühjahrszeit gebunden ist. Die Aussaaten, die vom 2. März bis 5. Juli (siehe die Tabelle) in ungleichen Zeitintervallen einander folgten, hatten stets einen Keimerfolg. Allerdings, um speciell den Keimversuch 3 anzuführen, keimten bei dieser spätesten Aussaat (5. Juli) nur einige Samen schon am 17. Juli des gleichen Jahres, während andere mit Ende Februar des folgenden Jahres aufgingen.

Wohl aber zeigen die Versuche 6—11 (vergl. die Tabelle) dass mit fortgeschrittener Aussaatzeit die Zahl der Keimlinge immer mehr abfällt. Die Versuche, welche mit 1894er Samen 1896 angestellt wurden, wobei die Aussaat der Samen stets in grosser Zahl in kleinen Töpfchen erfolgte, ergaben, dass von der Aussaat vom 27. Februar reichlich Keimlinge aufgingen, von jener des 16. April nur zwölf, von jener des 6. Mai nur sechs, von jener vom 22. Mai fünf, von jener vom 23. Juni nur drei. Dabei ist aber die Annahme nicht nothwendig, dass die Samen, die im Jahre der Aussaat nicht keimen, ihre Keimfähigkeit überhaupt eingebüsst haben, sondern es ist im hohen Maasse wahrscheinlich, dass wenn die Kulturen weiter geführt worden wären, ein Theil der Samen im nächsten Frühjahre gekeimt haben würde, wie dies bei dem Versuche 3 der Tabelle der Fall war. (Vergl. diesbezüglich besonders auch den Versuch 6 mit *Euphrasia stricta*.)

---

1) Auf p. 89 u. 108 werden allerdings zwei Aussaaten von *Odontites* erwähnt, wo die im Sommer 1895 geernteten Samen, am 27. Februar 1896 angebaut, nahezu keinen Keimerfolg ergaben, während Kulturen mit demselben Saatgut, am 30. October 1895 angesetzt, ein besseres Ergebniss aufwiesen (Abschnitt I, Kultur 5). Die vielen übrigen angeführten Versuche zeigen aber deutlich, dass hier kein normales Verhalten vorliegt. Es ist denkbar, dass diese Samen vor der völligen Ausreifung geerntet wurden und dass darin der Grund zum verhältnissmässig schnellen Verlust der Keimfähigkeit gelegen sein mag.

Im Wesentlichen gleich sind die Ergebnisse mit *Euphrasia stricta*. Die Versuche unter 1, besonders aber jene unter 6 und 7 zeigen, dass die Keimfähigkeit der Samen, wenn die Keimung im ersten Frühjahre nach der Samenreife nicht stattfand, durchaus nicht erloschen zu sein braucht, wie Wettstein meinte. Die 1895er Samen, die am 23. Juni 1896 ausgesäet wurden und 1896 nicht mehr keimten, ergaben doch im Februar 1897 noch eine beträchtliche Zahl von Keimlingen. Ebenso die 1895er Samen, die erst am 24. Januar 1897 ausgesäet wurden. Schon am 3. März sind 36 Keimlinge vorhanden, und da ich diese Zeilen am ebengenannten Tage schreibe, so ist ersichtlich, dass erst der Beginn des Keimens in den beiden letzterwähnten Kulturen vorliegt und in wenigen Tagen die Zahl der Keimlinge beträchtlich grösser sein dürfte. Die Samen können also auch bei *Euphrasia* ihre Keimfähigkeit mindestens durch zwei Jahre bewahren. Ferner erweisen die Versuche, dass auch bei *Euphrasia* die Keimung nicht so streng an das Frühjahr gebunden ist, wie Wettstein meint. Die Versuche 2—6 zeigen, dass die Aussaaten von *Euphrasia stricta*, welche zwischen 27. Februar 1896 bis 22. Mai 1896 stattfanden, noch alle ein Keimungsergebniss aufwiesen. Allerdings stellte sich mit vorgeschrittener Jahreszeit, wie bei *Odontites*, ein ständiges Sinken der Zahl noch keimender Samen ein bis auf 0. Die Aussaat (überall Dichtsaaten in kleinen Töpfen) vom 28. März ergab noch 20 Keimlinge, jene vom 16. April noch 10 Keimlinge und sieben Keimlinge (zwei Töpfe), jene vom 22. Mai noch sieben und zwei Keimlinge (zwei Töpfe), jene vom 23. Juni keinen Keimling während des Jahres 1897 — doch 1897 kommt noch ein jedenfalls beträchtlicher Theil der Samen zur Keimung.



werde, die Keimung nahezu ausnahmslos an das erste Frühjahr geknüpft.

Ein zweiter allgemein giltiger Satz dürfte der sein: Die Keimung der Samen der grünen parasitischen Rhinanthaceen erfolgt so wie bei *Lathraea* sehr ungleichzeitig.

Das ist keine den Parasitensamen zukommende besondere Eigenthümlichkeit, sondern eine bei Samenpflanzen überhaupt sehr verbreitete Erscheinung. Um zunächst nur ein Beispiel dafür zu erwähnen, so bemerke ich, dass ich für meine Vererbungs-Kulturen bei *Iris* 1893 geerntete Samen am 3. Februar 1894 aussäete. Davon keimte der erste Same im Februar 1895, der zweite am 20. October 1895, der dritte am 20. Februar 1896, der vierte, fünfte und sechste Ende December 1896, die Mehrzahl hat noch nicht gekeimt.

Bei derartigen Versuchen ist eine genaue Statistik nothwendig, einfache Dichtsaaten führen leicht zu Täuschungen.

So berichtet Koch[1]) über seine Kultur von *Rhinanthus*. „Im Laufe des Jahres keimte nun überhaupt keine der Versuchspflanzen. Erst im nächsten Frühjahre fand die Keimung statt und zwar bei sämmtlichen Kulturen so reichlich, dass wenige der ausgesäeten Samen ausgeblieben sein können.“ Doch verhält sich meinen Erfahrungen nach *Rhinanthus* nicht anders als *Odontites* und *Euphrasia*. Für die ungleiche Keimung der Letzteren nun nur einige Beläge, welche ich für *Odontites* den im I. Abschnitte erwähnten Versuchen entnehme.

1. Versuch. Am 2. März 1895 wurden zwei Dichtsaat-Kulturen (mit und ohne Wirth) angelegt, gleichzeitig fünf Samen einzeln in kleine Töpfchen ausgelegt. Mitte April in den Dichtsaat-Kulturen reichliche Keimung, die fünf einzeln ausgelegten Samen keimten 1895 nicht.
2. Versuch. (Das Detail möge p. 80 nachgesehen werden.) Am 3. Mai 1895 Aussaat von 36 Samen, davon keimten im Laufe von 1895 elf Samen zwischen 1—28. Juni.
3. Versuch. Am 5. Juli 1895 Aussaat von 35 Samen; davon keimten am 17. Juli desselben Jahres vier Samen, drei erst Ende Februar 1896.

Für *Euphrasia* (und zwar *Rostkoviana* Hayne) führe ich nur an, dass mit 1896 geernteten Samen am 30. December 1896 mehrere

1) l c., p. 3.

Dichtsaaten angelegt, gleichzeitig aber auch fünf Samenkörner einzeln in kleine Töpfe gebracht wurden. In den Dichtsaat-Kulturen begannen am 6. Februar die Keimlinge aufzugehen und sind deren heute, am 28. März, sehr viele vorhanden — von den einzeln ausgelegten Samen hat nur einer gekeimt. Von zehn einzeln in je ein Töpfchen am 27. Februar 1897 ausgelegten Samen der *Euphrasia Rostkoviana* (ex 1896) haben bis 28. März nur zwei gekeimt; es ist sehr wenig wahrscheinlich, dass die übrigen acht in diesem Jahre noch zur Keimung gelangen.

VII. Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse.

Die Samen von *Odontites Odontites* (und wohl aller chlorophyllhaltigen, parasitischen Rhinanthaceen) vermögen unabhängig von einer chemischen Reizung, die von einer Nährwurzel oder von einem zweiten lebenden Samen, überhaupt von lebendem Gewebe ausginge, zu keimen.

Koch hatte festgestellt, dass die Samen von *Rhinanthus* und *Euphrasia* zur Keimung einer Nährpflanze nicht bedürfen. Die Mitwirkung einer chemischen Reizung bei der Keimung war durch seine Versuche, welche als Dichtsaaten des Parasiten ohne andere Nährpflanzen durchgeführt wurden, nicht ausgeschlossen. Da, wie im 1. Abschnitte gezeigt wird, auch einzeln in Töpfe ausgelegte Samen von *Odontites* keimten (das Gleiche gilt für *Rhinanthus* und *Euphrasia*), so erscheint der vorausgestellte Satz begründet.

Die Haustorien von *Odontites Odontites* und wohl aller parasitischen Rhinanthaceen entstehen auf Grund eines von einem Nährobject auf die Parasitenwurzel ausgeübten chemischen Reizes.

In den Kulturen, wo einzelne Pflänzchen des Parasiten in Sandboden gezogen wurden, traten an dem relativ reichlich entwickelten Wurzelsystem keine Haustorien auf. Sobald Wurzeln zweier nebeneinander wachsenden Parasiten, oder die eines Parasiten mit Wurzeln einer Nährpflanze sich treffen, tritt hingegen Haustorienbildung ein. — Die schon von Wettstein als wahrscheinlich hingestellte, bei der Haustorienanlage wirksame chemotaktische Reizung konnte durch seine diesbezüglichen Versuche nicht nachgewiesen werden, weil sie ebensosehr die Annahme eines Contaktreizes zuliessen.

In der Ausprägung des Parasitismus lässt sich zwischen den einzelnen Gattungen und Arten eine stufenweise Verschiedenheit feststellen. Dies tritt schon in den Dichtsaat-Kulturen der einzelnen Parasiten, ohne andersartigen beigegebenen Wirth, zu Tage.

Alle in die Versuche einbezogenen Arten, *Odontites Odontites*, *Euphrasia stricta* und *Orthantha lutea*, vermögen in Dichtsaat, ohne andersartigen Wirth kultivirt, einzelne Individuen bis zum Blühen und wohl auch Fruchten zu entwickeln. Es gelingt einzelnen Individuen auf Kosten der andern den ganzen Lebensgang zu vollenden. Stets findet unter diesen Kulturbedingungen Haustorienbildung statt. (Uebereinstimmend mit Koch's Versuchen mit *Rhinanthus* und *Euphrasia*, im Gegensatz zu Wettstein rücksichtlich letzterer Gattung.) Mittels der Saugwarzen werden die schwächeren Pflanzen von den stärkeren ausgesogen und parasitisch ausgenützt.

Eine gleichzeitige Keimung mehrerer Parasiten-Samen führt, weil die Pflänzchen mit ungefähr gleichen Kräften in das Ringen eintreten, schwerer zum Siege eines derselben. Hingegen ist ein früher aufgegangener Keimling, in dessen Umgebung in nicht zu ferner Zeit andere nachfolgen, befähigt, sich auf Kosten dieser weiter zu entwickeln.

Bei *Odontites Odontites* entwickeln sich bei nicht zu grosser Dichtsaat der Parasiten-Samen relativ viele Pflänzchen zu blühenden Pflanzen. Exemplare mit bis zu 20 Blüthen und auch fruchtend, wurden so erzogen. Es spricht sich darin ein verhältnissmässig geringer Anspruch nach parasitisch erworbenem Nahrungszuschuss aus. In Uebereinstimmung damit erhält man bei zu weitgehender Dichtsaat des Parasiten, insbesondere wenn ziemlich gleichzeitige Keimung stattfand, zwar auch noch blühende Pflanzen, jedoch von viel schwächerer Ausbildung als die früher erwähnten; d. h. zu grosse Dichtsaat führt bei *Odontites Odontites* zu verzwergten Formen, geradeso wie bei anderen nicht parasitischen Pflanzen.

Viel mehr Anspruch auf parasitisch erlangten Nahrungsbeitrag verräth *Euphrasia stricta* bei Dichtsaat-Kultur. Nur wenige Individuen kommen auf Kosten vieler Artgenossen bis zur Blüthenbildung. Auch die stärksten Exemplare bilden nur 2—3 Blüthen, die meisten nur eine aus. Die Pflanzen sind bei

Ausschluss andersartiger Nährpflanzen sets ausgeprägt nanistisch.

Orthantha lutea hält, was ihren Parasitismus betrifft, wahrscheinlich ungefähr die Mitte zwischen *Odontites Odontites* und *Euphrasia stricta*.

Die Zugabe einer andersartigen Nährpflanze ergab bei *Odontites* und *Euphrasia stricta* um das drei- und vierfache kräftigere Exemplare als sie die Dichtsaat-Kulturen des Parasiten allein geliefert haben.

Das hervorgehobene geringere Bedürfniss nach parasitisch erlangtem Nahrungszuschuss bei *Odontites Odontites* findet seine prägnante Bestätigung in der Thatsache, dass **einzelne** Individuen von *Odontites Odontites* für sich allein kultivirt, unter Bedingungen, welche parasitische und saprophytische Ernährung ausschlossen, bis zur Blüthe gebracht wurden. Im Zusammenhang mit dieser hervortretenden, grösseren eigenen Ernährungsthätigkeit von *Odontites* steht, dass ihre Wurzeln sich durch relativ reiche Bildung von Wurzelhaaren auszeichnen. Die Frage, ob Haustorienbildung auch durch im Substrate vorhandene Humuspartikelchen inducirt und ob die parasitische Ernährung durch saprophytische ersetzt werden könne, erscheint durch die diesbezüglich mit *Odontites* angestellten Versuche mit Sicherheit noch nicht entschieden.

Euphrasia (stricta oder *E. Rostkoviana)* für sich, als einzelnes Individuum kultivirt, gelangt nicht über die Anlage des dritten oder vierten Blattpaares hinaus und geht frühzeitig ein.

Odontites Odontites konnte auch auf zwei, auf's Gerathewohl ausgewählten Dikotylen-Nährpflanzen: *Vicia sativa* und *Trifolium pratense*, zur Blüthe gebracht werden. Die Wurzeln der Wirthspflanzen waren vom Parasiten mittels zahlreicher Haustorien ergriffen. Auch *Euphrasia stricta* bildete auf den Wurzeln von *Vicia sativa* Haustorien aus.

Die verspätete Zugabe einer Wirthspflanze prägt sich in einer [illegible]merlichen Entwickelung des Parasiten aus.

[illegible]n schädigender Einfluss des Parasiten *(Odontites Odontites)* [illegible] Wirthspflanzen war deutlich zu erkennen.

[illegible]e Samen sämmtlicher grünen, parasitischen Rhinantha[illegible]cheinen frühestens in dem der Samenreife folgenden Früh[illegible]n.

Das Frühjahr ist die hauptsächlichste Keimungszeit, doch ist eine strenge Beschränkung auf diese Zeit für *Odontites* und *Euphrasia* nicht vorhanden. Es sinkt indess bei, mit vorschreitender Jahreszeit nach und nach angestellten Aussaaten, die Zahl der Keimlinge. — Die im Jahre der Aussaat nicht gekeimten Samen können dies aber im nächsten Frühjahre thun, denn:

Die Keimfähigkeit der Samen bleibt sowohl bei *Odontites* als bei *Euphrasia* (hier im Gegensatz zu Wettstein, der für *Euphrasia* den Verlust der Keimfähigkeit nach Ablauf des der Reife folgenden Frühjahres angiebt) und wohl bei sämmtlichen grünen parasitischen Rhinanthaceen zwei, selbst drei Jahre erhalten.

Die Keimung der Samen der grünen parasitischen Rhinanthaceen erfolgt, so wie die jener von *Lathraea*, sehr ungleichzeitig.

Figuren-Erklärung.

(Die Fig. 1—8 und 13, 14 sind in natürlicher Grösse dargestellt.)

Fig. 1. *Odontites Odontites*, einzeln in einem Töpfchen mit Flusssand kultivirt vom 3. Mai bis 25. Juli 1895. An den zarten, reich entwickelten Wurzeln keine Spur von Haustorien.

Fig. 2. *Odontites Odontites*, zwergiges Pflänzchen aus starker Dichtsaat-Kultur, ohne andersartigen beigegebenen Wirth; kultivirt vom 16. April 1896 (Keimung ca. 27. April) bis 3. August.

Fig. 3. *Odontites Odontites*, eines der durch die blühenden ausgesogenen und unterdrückten Pflänzchen, aus der gleichen Kultur wie Fig. 2.

Fig. 4. Stück einer Wurzel eines *Odontites*-Pflänzchens aus der genannten Dichtsaat-Kultur mit erkennbaren Haustorialknötchen.

Fig. 5. *Euphrasia stricta;* stärkste zur Blüthe gelangte Pflanze aus einer „Dichtsaat-Kultur ohne Wirth". Kultivirt vom 27. Februar 1896 (Keimung ca. 17. März) bis 13. August.

Fig. 6. *Euphrasia stricta;* eines der schwächeren, zur Blüthe gelangten Pflänzchen aus der gleichen Kultur wie Fig. 5. Die einzige Blüthe scheinbar terminal.

Fig. 7. Ein Paar der zurückbleibenden, von den blühenden Exemplaren ausgenützten Pflänzchen der *Euphrasia stricta*, aus der gleichen Kultur wie Fig. 5 u. 6. Der Kultur behufs Zeichnung entnommen am 10. August.

Fig. 8. *Odontites Odontites*, ohne Wirth, in einem Töpfchen mit Flusssand gezogene und zur Blüthe gebrachte Pflanze. Same ex 1895; Aussaat 30. October 1895; Keimung 21. Februar 1896; conservirt in Alkohol 3. Juli 1896. — Das haustorienlose Wurzelwerk nur zum Theil angedeutet.

Fig. 9. Embryo von *Euphrasia stricta*, aus dem reifen Samen herauspräparirt. Vergr. 45.

Fig. 10. Theil eines gleichen Embryos; man sieht durch die Basis des von der Fläche gesehenen Kotyledo (*Co*) den Vegetationspunkt mit dem angelegten zweiten Blattpaar (durch die punktirte Linie angedeutet). Vergr. 60.

Fig. 11. Wurzelspitze von *Odontites Odontites* mit einem von einer eben ergriffenen Wurzel abgelösten Haustorium. Ein Haustorialfortsatz war noch nicht gebildet, die ergriffene Wurzel erst durch Haare (*h*) festgehalten, von denen zwei angedeutet sind. Vergr. 20. (Vergl. Text p. 87.)

Fig. 12. Stückchen zweier in Contact gelangter Würzelchen von *Odontites Odontites*; das eine vom andern mittels eines Haustoriums festgehalten. Vergr. 20. (Vergl. Text p. 87.)

Fig. 13. Blüthe einer auf *Vicia sativa* gezogenen *Odontites*.

Fig. 14. Blüthe eines *Odontites*-Pflänzchens, das auf *Trifolium pratense* als Wirth befestigt war, wo aber die Zugabe des letzteren verspätet erfolgte.

Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung.

Von

David M. Mottier aus Bloomington, Ind., U. S. A.

Mit Tafel II und III.

I. Die Entstehung der Embryosackmutterzelle und die Theilung des primären Kerns.

Meine cytologischen Studien an höheren Pflanzen dehnte ich im Laufe des letzten Jahres auch auf den Embryosack aus.

Lilium Martagon, *L. candidum*, *L. umbellatum*, *Helleborus foetidus* und *Podophyllum peltatum* lieferten das Untersuchungsmaterial.

Die Methode der Untersuchung war dieselbe, welche ich in meiner früheren Arbeit[1]) anwandte, so dass ich auf letztere betreffs näherer Angaben über die technische Behandlung des Materials verweise.

Wie bekannt, unterscheidet sich die Mutterzelle des Embryosacks von *Lilium Martagon* von ihren Nachbarzellen durch ihren grösseren Umfang und die Dichtigkeit ihres cytoplasmatischen Inhalts, welcher zunächst fast gleichförmig erscheint. Während der weiteren Entwickelung der jungen Samenanlage nimmt die Mutterzelle immer mehr an Grösse zu, so dass sie zur Zeit, wo das innere Integument erscheint, fast den ganzen Nucellus einnimmt. Gewöhnlich tritt jetzt, oder auch wohl schon auf einem früheren Entwickelungszustande, eine auffallende Differenzirung im Cytoplasma auf. Neben der wie gewöhnlich netzwabigen Structur kann man dicke Stränge oder Fäden bemerken, deren Orientirung in

---

1) Mottier, Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, Heft 2, 1897.

verschiedenen Embryosackmutterzellen desselben Entwickelungsstadiums nicht übereinzustimmen braucht. Manchmal bilden diese Fäden eine Art Filz oder eine dichtere Zone im Umkreis des Kerns (Fig. 1, Taf. II), manchmal treten sie als deutlich sichtbare Massen von dicken, fast parallel verlaufenden Fäden im oberen oder unteren Ende der Zelle hervor, oder sie laufen auch wohl vom Kern aus in einer oder in mehreren Richtungen strahlig nach aussen. In der Fig. 3, Taf. II umstrahlen einige dieser Stränge oder Fäden den Kern, während andere im unteren Ende der Zelle zu einer besonderen Gruppe vereinigt sind. Auch lassen sich Fälle beobachten, in welchen der grössere Theil des Cytoplasmas von ähnlichen, relativ dicken Fäden, welche parallel der Längsachse der Zelle verlaufen, aufgebaut ist. Wie die Fig. 1, Taf. II zeigt, kann der Filz um den Kern aus sehr feinen Fäden zusammengesetzt sein, welche sich in diesem Stadium wie das übrige Cytoplasma färben. In anderen Fällen wiederum und bei einem etwas weiter vorgeschrittenen Entwickelungsstadium besteht diese Zone aus netzwabigem Cytoplasma mit relativ grossen Maschen (Fig. 2, Taf. II). Jeder dicke Strang oder Faden scheint aus mehreren kleineren und feineren aufgebaut zu sein.

Diese eigenthümliche Differenzirung des Cytoplasmas ist mehr oder weniger deutlich zu sehen auf dem in Frage stehenden Entwickelungsstadium des Embryosacks von *L. Martagon*, *L. candidum* und *L. umbellatum*. Bei der letztgenannten Species bilden die dicken Fäden auf einem viel jüngeren Entwickelungsstadium meist eine sehr deutlich abgesetzte Masse in dem oberen Ende der Zelle.

Dixon[1]) scheint ähnliche cytoplasmatische Structuren, welche er bei *Lilium longiflorum* beobachtete, als Spindeln angesehen zu haben, was sie sicherlich nicht sind.

Auf einem wesentlich späteren Entwickelungsstadium beginnt diese cytoplasmatische Differenzirung zu verschwinden.

Zur Zeit, wo der Kern in das lockere Knäuelstadium eingetreten ist, und weiterhin, wenn der Chromatinfaden in seine zwölf Chromosomen zerfallen ist, zeigt das Cytoplasma eine gleichförmigere, netzwabige Structur. Viele Fälle konnten beobachtet werden, in welchen gar keine deutlich ausgesprochene Differenzirung im Cytoplasma vorhanden zu sein schien, andere wiederum, die Spuren der

---

1) Dixon, On the Chromosomes of *Lilium longiflorum*. Proceedings of the Royal Irish Academy, 3rd Ser., 10: No. 4, p. 716.

zuvor geschilderten Differenzirung aufwiesen, doch stets mit feinerer Ausbildung der einzelnen Bestandtheile.

Ob in den Zellen, welche eine solche Differenzirung später nicht zeigten, dieselbe in einem früheren Stadium vorhanden gewesen war, liess sich nicht ermitteln.

Die Grundmasse des Cytoplasmas in der Embryosackmutterzelle und später im Embryosack selbst zeigt sehr schön dieselbe netzartige Structur, wie sie für die Pollenmutterzellen früher beschrieben wurde, manchmal aber auch, und das besonders in älteren Embryosäcken, einen netzwabigen Aufbau.

Schon von Anfang an ist der Kern sehr gross im Verhältniss zur Grösse der ihn einschliessenden Zelle. Er besitzt ein sehr feines Netzwerk von Lininfäden, welche äusserst kleine Körnchen enthalten und weist gewöhnlich mehrere grosse Kernkörperchen auf. Hier und da treten in den Lininfäden des Netzwerks Ansammlungen von Körnchen auf, die sich gerade wie Chromatin färben, aber viel stärker das Safranin aufnehmen und zurückhalten, als die später in die Erscheinung tretenden Chromatinscheiben. Die kleinen in die Lininfäden eingelagerten Körnchen erscheinen beinahe farblos oder besitzen eine blassblaue Färbung, wenn die erwünschte Differenzirung in den übrigen Zellbestandtheilen erreicht ist (Fig. 1, Taf. II). Die Nucleolen enthalten entweder nur einige wenige ziemlich grosse, oder zahlreiche kleine Vacuolen.

Mit dem weiteren Anwachsen der Embryosackmutterzelle nimmt auch der Kern in gleichem Masse an Umfang zu, jedoch steigert sich die Chromatinmenge desselben langsamer. Das Liningerüst hat sich bald in den definitiven Kernfaden umgewandelt, welcher stets kleine unregelmässige Körnchen einschliesst (Fig. 2, 3, Taf. II). In diesem Stadium findet man auch viele kugelige Körper an dem Kernfaden vertheilt, welche sich wie die Nucleolen färben. Die weitere Entwickelung des Chromatinfadens, seine Längsspaltung und Segmentirung in die einzelnen Chromosomen, vollzieht sich in ganz derselben Weise, wie bei der ersten Kerntheilung in den Pollenmutterzellen[1]). Das „amorphous chromatin", wie es von Miss Sargant[2]) beschrieben wurde, ist ein Kunstproduct.

Es mag noch die Bemerkung folgen, dass der Kernfaden

---

1) Mottier, l. c.

2) Ethel Sargant, The Formation of the Sexual Nuclei in *Lilium Martagon*. Ann. of Bot., 10, p. 453, 1896.

während der Wachsthumsperiode und zwar in jenen Stadien, die zwischen dem Zustand, in welchem er noch sehr dünn scheint, und jenem, wo er in die einzelnen Chromosomen zerfallen ist, liegen, stets sehr empfindlich gegen Reagentien ist; er zieht sich bei Einwirkung derselben mehr oder weniger stark zusammen und bildet Klumpen. Während derselben Periode nimmt der Kern sehr schnell an Grösse zu, und verliert seine Membran dabei ihre scharfe Umgrenzung, ohne dass man aber von einem theilweisen Verschwinden derselben reden könnte[1]). In diesem Stadium ist das Cytoplasma der Mutterzelle sehr schwer zu fixiren, und man findet häufiger in den Präparaten Kunstproducte als normal und gut erhaltene Structuren vor.

Zur Zeit der Längsspaltung, oder auch schon etwas früher oder später kann man, falls das feine Kerngerüst etwas contrahirt, einseitig in der Kernhöhle liegt, den freien Raum derselben von sehr feinen, fast farblosen Fäden durchzogen sehen. Diese Fäden zeigen sich mit sehr kleinen Körperchen besetzt, die sich gerade so, wie die Metaplasmakörnchen im Cytoplasma färben. Wenn man die zarte Natur der Kernwandung und die Gegenwart von Diffusionsströmen, welche jedoch die Reagentien hervorgerufen haben, in Betracht zieht, so erscheint es nicht unwahrscheinlich, dass diese Substanz vom Cytoplasma aus eingeführt worden sein könnte; doch könnte dieselbe auch durch einen Niederschlag aus dem Kernsafte entstanden sein.

Die Chromosomen, in welche der Chromatinfaden zerfiel, liegen theils an der Kernwandung, theils unregelmässig zerstreut in der Kernhöhle. Nicht selten sind mehrere um das oder um die Kernkörperchen gruppirt. In wie weit diese Anordnung normal ist oder durch die Reagentien bewirkt wurde, konnte nicht entschieden werden.

Die einzige Schilderung der Entstehung der ersten Kernspindel im Embryosack, die sich in der Literatur fand, hat Guignard[2]) gegeben. Nach diesem Verfasser nimmt die Kernspindel ihren Ursprung hauptsächlich aus zwei „sphères directrices", welche an direct entgegengesetzten Seiten des Kernes liegen. „Quelque temps après la formation des segments chromatiques, les deux sphères directrices

1) Sargant, l. c., p. 456.

2) Guignard, Nouvelles études sur la fécondation. Ann. des sciences naturelles Botanique, 7 série, T. XIV, p. 184, 1891.

entrent en activité. Des stries cytoplasmiques se montrent autour d'elles, puis elles s'écartent l'une de l'autre pour aller se placer en opposition, de façon à occuper l'axe longitudinal de sac embryonnaire Quand les sphères ont pris cette position, les stries qu'on observait auparavant sur toute la surface du noyau disparaissent pour augmenter, au contraire, autour des sphères. Dès lors, les asters, qu'on apercevra plus tard aux pôles du fuseau achromatique occupés par les sphères, sont partiellement différenciés. Comme ces dernières sont encore au contact de la membrane nucléaire (l. c., Fig. 48), les stries n'existent par·tout autour de leur zone hyaline."

„Les asters ne se complètent aux pôles du fuseau futur qu'après la résorption de la membrane. Cette résorption se produit d'abord au voisinage des sphères, par conséquent en deux points opposés (l. c., Fig. 50). Les stries se montrent bientôt plus nombreuses du côté du noyau; elles s'avancent d'un pôle à l'autre, à travers la cavité, et l'on en voit déjà un certain nombre s'étendre sans discontinuité d'une sphère à l'autre alors que la membrane nucléaire n'est résorbés qu'au voisinage des pôles et existe encore jusqu'au contact des asters. A ce stade, l'on retrouve parfois un reste de nucléole à peine colorable."

Auf Grund meiner Untersuchungen kann ich hingegen auf das Bestimmteste versichern, dass ebenso wenig wie in den Pollenmutterzellen, auch in der Embryosackanlage Centrosphären vorhanden sind.

Wie in den Pollenmutterzellen sind auch in der Embryosackanlage die Spindelfasern fast vollständig cytoplasmatischen Ursprungs, doch trägt das Linin innerhalb der Kernhöhle auch zur Bildung derselben bei. Die Anordnung der Kinoplasmafasern um den Kern herum kann, bevor die Kernwandung verschwindet, gewisse Verschiedenheiten aufweisen. In einigen Fällen, die ich beobachten konnte, verlaufen diese Kinoplasmafasern fast gleichmässig in Strahlen vom Kern aus, in andern zeigen sie die Tendenz, auf der Chalaza und Mikropylenseite sich in grösseren Mengen anzusammeln, oder sie können einen mehr oder weniger unregelmässigen Filz um den Kern herum bilden.

Bei dem Verschwinden der Kernwandung dringen diese Kinoplasmafasern in die Kernhöhle ein, wobei ein Spindelfasercomplex mit sehr vielen Polen entsteht, in welchem die Chromosomen unregelmässig angeordnet liegen (Fig. 4, Taf. II). Die Spindelfasern tingiren sich violett. Diese und die purpurrothen Chromosomen bilden einen auffallenden Gegensatz zu der Färbung des umgebenden

Cytoplasmas. Manchmal liegt noch ein verhältnissmässig grosses Kernkörperchen in oder nahe beim Spindelfaserkomplex. Häufig zeigt in diesem Stadium das Cytoplasma ein so lockeres Aussehen, dass man auf seinen grossen Wasserreichthum im frischen Zustand schliessen möchte. Sehr allgemein finden sich Körnchen, welche begierig Orange G. aufnehmen und eine ziemlich breite Zone um die Spindel bilden, wobei sie einen relativ körnchenfreien Raum einschliessen, in welchem die Spindel suspendirt ist. In anderen Fällen war die Körnchenzone weniger deutlich, während im Cytoplasma Körnchen ziemlich gleichmässig verstreut waren. Zarte Fasern erstreckten sich von der vielpoligen Spindel in die Körnchenzone hinein, liessen sich aber nicht immer bis zur Hautschicht verfolgen. Die beiden Segmente eines jeden Chromosoms sind fast immer umeinander gedreht, und gewöhnlich sind die Chromosomen zusammengeklappt wie in der Pollenmutterzelle[1]) (Fig. 4, Taf. II).

Ebenfalls kann man in dem Stadium, welches durch Fig. 4, Taf. II dargestellt wird, an jedem Chromosom ein Bündel Spindelfasern angeheftet sehen. Jetzt macht sich die Bipolarität des Spindelfasercomplexes geltend, und sehr bald ist derselbe in die typische zweipolige Spindel umgewandelt, wobei die Chromosomen regelmässig in der Aequatorialplatte angeordnet werden. Die fertige Spindel, welche hier sehr gross ist, kann zugespitzt sein, aber in diesem Stadium ist sie oft stumpf. An jedem Chromosom sind hier auch zwei stark hervortretende Bündel von Spindelfasern, die „Zugfasern“, befestigt, die nach den gegenüberliegenden Polen laufen; andere, die „Leitfasern“, laufen von Pol zu Pol, und noch andere divergiren allmählich von Polen aus nach der Aequatorialebene hin. In einigen Fällen treten die letztgenannten Fasern zahlreicher auf in anderen sind nur wenige bemerkbar.

Guignard[2]) hat schon angegeben, dass die Längsachse der ersten Spindel parallel mit der des Embryosackes oder schief oder sogar quer zu derselben liegen kann.

Einige der Formveränderungen, welche an den Chromosomen in den Kerntheilungsfiguren der Pollenmutterzellen uns entgegentraten[3]), konnten auch hier beobachtet werden (Fig. 4 u. 5, Taf. II). Da aber natürlich nicht so viele Spindeln beim Studium des Embryo-

---

1) Mottier, l. c., p. 186.
2) l. c., p. 186.
3) Mottier, l. c., Fig. 25.

sacks angetroffen werden konnten, wie bei demjenigen der Anthere, so waren die Bedingungen zur Beobachtung dieser Variationen weniger günstig.

Die Chromosomen sind an ihrer Umbiegungsstelle an den Spindelfasern befestigt. Wenn die Tochtersegmente sich von einander getrennt haben, besitzt ein jedes die Form eines V, dessen Winkel dem Pol zugekehrt ist. In diesem Stadium (Fig. 6, Taf. II) war die Spindel, wie in allen Fällen constatirt werden konnte, scharf zugespitzt; der eine oder auch beide Pole waren manchmal ungewöhnlich stark verlängert und zu einer schmalen Spitze ausgezogen. Thatsächlich ist die ganze Spindel nach den Polen hin in die Länge gestreckt, und es scheint, als ob sie im Begriffe stände, im Aequator in zwei Hälften getrennt zu werden (Fig. 6, Taf. II), aber eine ganz vollständige Trennung der beiden konischen Spindelhälften war niemals beobachtet worden. Ob diese Erscheinung normal war, oder ob sie durch die Reagentien hervorgerufen wurde, konnte nicht entschieden werden, doch ist hervorzuheben, dass sie auch in Zellen wahrgenommen wurde, deren Fixirung ausserordentlich gut zu sein schien. Aus dem Geschilderten lässt sich leicht ersehen, dass die erste Kerntheilung im Embryosack von *Lilium Martagon* eine heterotypische ist, und dass sie vollständig mit der ersten Kerntheilung in Pollenmutterzellen übereinstimmt.

Nach Guignard besitzen die bei der ersten Kerntheilung auseinander weichenden Tochtersegmente die Form von geraden Stäbchen, welche an einem Ende leicht gekrümmt sein können, während die für Pollenmutterzellen angegebenen U- oder V-Form haben (l. c., Fig. 16). „La division[1]) de la plaque nucléaire," sagt er, „suit la marche bien connue; on peut même ajouter que, dans le cas actuel, elle présente de caractères absolument typiques. Les deux moitiés de chacun des 12 segments s'isolent peu à peu dans toute leur longeur, en s'éloignant en sens opposé vers les pôles et en suivant la direction des files achromatiques. Il arrive un moment où elles ne sont plus en contact que par leurs bouts tournés vers la périphérie (l. c., Fig. 56).

Nur in einem einzigen Falle unter den unzähligen von mir beobachteten Spindeln besassen die Tochterchromosen die Form gerader Stäbchen mit leicht umgebogenem einem Ende. In dieser

---

1) Guignard, l. c, p. 186.

Spindel konnte ich statt 24 44 Chromosomen zählen. Es lag hier allem Anschein nach ein ungewöhnlicher Fall vor mit ausgebliebener Zahlenreduction der Chromosomen und mit einer gewöhnlichen, an Stelle einer heterotypischen Kerntheilung.

Die Art und Weise, wie der Tochterfaden von den Tochtersegmenten gebildet wird, wenn sie an den Spindelpolen ankommen, konnte nicht deutlich klargelegt werden, da die Chromosomen so dicht aneinander rücken, dass die Form jedes einzelnen verborgen bleibt und eine klumpige Chromatinmasse scheinbar vorliegt. Sobald der Tochterkern mit einer Membran versehen ist, oder auch schon zuvor erscheint der Kernfaden unregelmässig angeordnet und klumpig; bei der weiteren Entwickelung wird er dünner und seine Anordnung regelmässiger. Mehrere Nucleolen treten auf und zwar immer an den Chromatinfäden. Zur selben Zeit kann man auch extranucleare Kernkörperchen durch das Cytoplasma zerstreut sehen.

Die Tochterkerne sind durch einen Verbindungsfadencomplex mit einander verbunden (Fig. 7, Taf. II), deren Fasern in der Aequatorialregion viel dicker sind. Dieser Ansatz zur Bildung einer Zellplatte ist eine constante Erscheinung und kann nach jeder Kerntheilung im Embryosack auftreten. Von jedem Kern verlaufen Kinoplasmafasern in radiärer Richtung, welche sonnenförmige Bilder liefern, sich bis zur Hautschicht hin erstrecken (Fig. 7, Taf. II) und die Spindelfasern zur nächsten Kerntheilung liefern. In dem oberen Ende des Embryosackes (Fig. 7, Taf. II) divergirt ein Büschel von Kinoplasmafasern von der Hautschicht aus. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist hier der Rest eines Spindelpoles, welcher, wie oben erwähnt, in eine lange schmale Spitze ausgezogen sein kann. Das Vorhandensein eines solchen Büschels wurde nur zweimal beobachtet.

Bald macht sich ein sehr bemerkenswerther Unterschied geltend in der Grösse zwischen dem Kern, der nach dem Mikropylenende und dem, der im entgegengesetzten Ende des Embryosacks liegt, wie schon Guignard[1]) sehr richtig gezeigt hat.

Der Einfachheit halber werde ich von dem oder den Kernen, ·ie im Mikropylenende des Embryosacks liegen, als den oberen, ·d von den im Chalazaende liegenden als den unteren sprechen.

---

1) Guignard, l. c., p. 197.

Der untere Kern wird grösser und sein Chromatinfaden, welcher mehr Windungen zeigt, ist dadurch viel länger als der im oberen Kern. Wir werden später auf diesen Gegenstand zurückkommen.

II. Die zweite Kerntheilung.

Die zweite Kerntheilung im Embryosack folgt sofort auf die erste, ohne dass die Tochterkerne in ein völliges Ruhestadium eingetreten wären. Die Kinoplasmafasern, welche die Verbindungsfäden zwischen den beiden Kernen bilden (Fig. 7, Taf. II), werden auf beiden Seiten von ihrem dickeren äquatorialen Theile losgetrennt. Diese Aequatorialzone kann noch, wenigstens theilweise, sichtbar sein, wenn die nächsten Spindelanlagen angelegt werden; aus ihr wäre die Zellplatte ausgebildet worden, falls eine Zelltheilung auf die Kerntheilung hätte folgen sollen. In einigen Fällen war die erwähnte Aequatorialzone nicht so stark entwickelt, in noch anderen Fällen nichts von ihr zu sehen, und es mag sein, dass die Verbindungsfäden sich im letzten Falle in der Aequatorialregion einfach durchtrennt hatten oder dass sie dort völlig resorbirt worden waren.

Wenden wir jetzt unsere Aufmerksamkeit auf die Bildung der Spindel bei der Theilung des oberen Kernes. Dieselbe ist auffallend verschieden von der ersten heterotypischen Theilung, besonders wenn man das Verhalten des Chromatinfadens in Betracht zieht.

Die Kernwandung als solche verschwindet und die strahlig angeordneten Kinoplasmafasern dringen von allen Seiten in die Kernhöhle ein. Bei dieser Theilung scheint der Chromatinfaden, welcher noch nicht in die einzelnen Chromosomen zerfallen ist, sich mehr oder weniger gegen die Mitte der Kernhöhle zusammengezogen zu haben, wo er als ein sehr dicht verschlungener Knäuel zu sehen ist. Die Contraction des Knäuels wird möglicher Weise durch die in die Kernhöhle eindringenden Kinoplasmafasern verursacht. Auch sind Kernkörperchen bemerkbar, welche an dem Chromatinfaden ansitzen. In Fig. 8, Taf. II, welche das in Frage stehende Stadium darstellt, sind nicht alle Kinoplasmafasern in die Kernhöhle eingedrungen, und man kann die Stelle der früheren Kernwandung noch sehen; die Kernwandung als solche ist jedoch nicht mehr zu erkennen, und die Annahme scheint Berechtigung

zu haben, dass dieselbe in Spindelfasern umgewandelt wurde. Diese Anschauung lässt sich sehr wohl mit der Vorstellung vereinigen, welche ich in meiner letzten Arbeit[1]) in Betreff der Kernwandung darlegte, nämlich dass sie aus Kinoplasma bestehe[2]).

Der ganze Complex der Spindelfasern bildet jetzt eine zusammenhängende, vielpolige Spindel, in welcher aber die einzelnen Pole viel weniger deutlich erscheinen als in der vorhergehenden heterotypischen Theilung. Die vielpolige Spindel wandelt sich sehr bald in die typische bipolare um, welche zuerst sehr zugespitzt sein oder auch stumpf bleiben kann. Wie schon erwähnt wurde, ist auf den durch Fig. 8, Taf. II dargestellten Stadien der Kernfaden noch continuirlich. In der Figur selbst sind die freien Enden nur durchschnittene Stellen. Auch wurde zur Darstellung ein Fall gewählt mit besonders lockerer Windung des Knäuels. Die Segmentirung des Knäuels erfolgt erst nach Fertigstellung der Spindel, ein Verhalten, das mich zunächst in Erstaunen versetzte. So ist in dem Stadium der Fig. 9, Taf. II die Segmentirung noch nicht vollendet. Der Kernfaden ist alsdann dicker als in dem in Fig. 8, Taf. II dargestellten Stadium geworden, und es ist jetzt deutlich zu sehen, dass er eine Längsspaltung erfahren hat, und dass seine beiden Schwester-Segmente mehr oder weniger umeinander gedreht sind. Von einer Längsspaltung des Kernfadens vor Auflösung der Kernwandung konnte ich mich bei diesem Theilungsschritt nicht überzeugen, doch ist anzunehmen, dass dieselbe aus irgend einer Ursache mir verborgen blieb.

Die längeren Strecken des nicht segmentirten Chromatinfadens und die schon getrennten Chromosomen liegen gewöhnlich an der Spindel oder innerhalb ihrer Fasern, parallel zu deren Längsachse. Die Kernfadenstücke sind nicht immer so regelmässig vertheilt wie in Fig. 9, Taf. II, sondern können gedreht und knotig verschlungen sein. Wenn die Chromosomen alle zur Aequatorialplatte angeordnet sind, so stehen sie meistens in rechten Winkeln zu der Längsachse der Spindel. Jedes Chromosom besteht aus zwei Theilen, die umeinander gedreht sind, und ist gewöhnlich etwas gebogen; mit einem Ende ist es an den Spindelfasern angeheftet (Fig. 11, Taf. II).

---

1) l. c., p. 174.

2) Strasburger, Kerntheilung und Befruchtung bei *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, p. 358, 1897.

Die Spindelfasern haben dieselbe Anordnung wie bei der ersten Kerntheilung. Beide Kerne theilen sich simultan, wobei die Spindeln ganz auf dieselbe Weise entstehen. Was das Chromatin anbetrifft, so findet sich der auffallende Unterschied, der schon von Guignard[1]) und anderen[2]) bemerkt worden war, dass nämlich der untere Kern viel mehr Chromosomen enthält als der obere, welcher unverändert zwölf aufweist. Guignard hat 16, 20 oder 24 gefunden. Ich habe bis ungefähr 30 gezählt, doch gewöhnlich sind 20—24 vorhanden. Die Fig. 9 und 10, Taf. II, wurden demselben Embryosack entnommen. In Fig. 10, Taf. II ist der Kernfaden nicht gänzlich in Chromosomen zerlegt, und dass derselbe sich der Länge nach gespaltet hat, scheint die einzige Annahme zu sein, die sich durch directe Beobachtung stützen lässt. Wir wollen auf die Chromosomen späterhin nochmals zurückkommen.

Während der Metakinese werden die Enden der Segmente, an welchen die Spindelfasern befestigt sind, auseinander gezogen (Fig. 12, Taf. II); die Segmente stellen sich annähernd senkrecht zur Spindel, später, wenn sie völlig getrennt sind, liegen sie ihr parallel an. Jedes Segment stellt ein gerades, an einem Ende gewöhnlich etwas gekrümmtes oder gebogenes Stäbchen dar (Fig. 13, Taf. II). Fig. 13 und 14, Taf. II zeigen Schnitte von der Spindel des oberen und des unteren Kernes in demselben Stadium der Entwickelung. Die Spindeln bei dieser Theilung sind in diesem Entwickelungsstadium in der Richtung der Längsachse gestreckt. Diese Thatsache scheint anzuzeigen, dass eine beträchtliche Zugkraft erforderlich ist, um die Chromatinsegmente von einander zu trennen, und dass, wenn alle getrennt sind, was gewöhnlich zu gleicher Zeit geschieht, der von ihnen geleistete Widerstand abgenommen hat und durch die Spannung der Zugfasern plötzlich die beiden Spindelhälften etwas polwärts gezogen werden (cf. auch Fig. 6, Taf. II). Ob dem wirklich so ist, mag dahingestellt bleiben.

Die Bildung der vier Kerne erfolgt auf dem gewöhnlichen Wege. Bald nachdem die Chromosomen die Pole erreicht haben, sind die Kernanlagen oft in einer Zickzacklinie angeordnet. Die Kernanlagen werden miteinander durch eine Zahl dicht nebeneinander liegender Verbindungsfäden verbunden, die sich tief violett

1) l. c., p. 187.

2) Sargant, l. c.

färben, während in diesem Stadium relativ wenige Fasern in das Cytoplasma ausstrahlen. Später, wenn jeder Kern mit einer Membran umgeben ist, werden die Verbindungsfäden weniger dicht, und die cytoplasmatischen Strahlungen sind gleichmässiger um jeden Kern vertheilt. Die vier Kerne, welche in ein völliges Ruhestadium eintreten, zeigen jetzt ein sehr bemerkenswerthes und interessantes Aussehen. Der Regel nach enthält der Embryosack von *Lilium Martagon* in diesem Stadium keine Vacuole, und die Kerne sind gewöhnlich wie in Fig. 15, Taf. II orientirt. Von der ganzen Oberfläche jedes Kerns gehen, wie die Strahlen der Sonne, zahlreiche Kinoplasmafasern in radiärer Richtung aus. Diejenigen derselben, welche gegen die anderen Kerne hin verlaufen, bilden Systeme von Verbindungsfäden, während die anderen direct nach der Hautschicht gehen. Hierdurch wird es bewirkt, dass alle vier Kerne untereinander und mit der Hautschicht in Verbindung stehen. Jeder Kern enthält ein oder mehrere Kernkörperchen; extranucleare Nucleolen liegen im Cytoplasma allenthalben zerstreut. Die Grundmasse des Cytoplasmas besteht aus einem Netzwerk, welches Mikrosomen und metaplasmatische Körnchen einschliesst. Die Achsen, die jedes Schwesterkernpaar verbinden, liegen schräg zu der Längsachse des Embryosacks. Die beiden oben links und die beiden unten rechts liegenden sind Schwesterkerne. Alle Kerne finden sich bei diesem Stadium in derselben Grösse. Der mehr der Mitte zu auf der linken Seite liegende Kern erscheint in meiner Zeichnung nur deshalb kleiner, weil der Schnitt nicht durch seine Mitte ging. Eine von Fig. 15, Taf. II abweichende Orientirung kann häufig angetroffen werden. Manchmal liegen drei Kerne sehr nahe beieinander in einem Ende des Embryosacks, und der vierte im entgegengesetzten Ende, während die Orientirung der Kinoplasmafasern annähernd dieselbe ist. Wenn der Embryosack im vierkernigen Stadium länger ist, liegt ein Kernpaar in jedem Ende, wobei eine Vacuole den mittleren Theil des Embryosacks einnehmen kann. In derartigen Fällen ziehen sich die Kinoplasmafasern, die jedem Paar zukommen, nicht zu dem im entgegengesetzten Ende liegenden Paare hin. Solch' eine Orientirung ist jedoch eine Ausnahme. Gewöhnlich zeigen die vier Kerne, sobald sie im Ruhezustande sind, die in Fig. 15, Taf. II dargestellte Anordnung. Beim weiteren Wachsthum verlängert sich der Embryosack immer mehr, und ein Schwesterkernpaar wandert in jedes Ende, noch versehen mit den Strahlungen und den Verbindungsfäden, während eine oder

mehrere grosse Vacuolen auftreten und zwar fast immer näher dem oberen Kernpaare.

III. Die dritte Kerntheilung.

Zwischen der zweiten und dritten Kerntheilung tritt eine beträchtliche Pause ein. Innerhalb dieser nehmen die vier Kerne an Grösse zu. Ein typischer Chromatinknäuel kann in jedem derselben sich ausgebildet haben, und unter günstigen Umständen ist es möglich, eine Längsspaltung des Fadens zu beobachten. Die beiden in dem Mikropylenende liegenden Kerne sind gewöhnlich oval oder ellipsoidisch; die beiden im Antipodenende werden viel grösser. Der untere von diesen letzteren passt sich gewöhnlich in seiner Form der des Embryosacks an, wobei er häufig halbkugelig erscheint, während der obere dieser beiden nicht selten abgeplattet ist.

Die Bildung der Spindel ist nicht unähnlich derjenigen, die bei der vorhergehenden Theilung aufgetreten war. Der Chromatinknäuel ist dicker und stärker. Während des Eindringens der Kinoplasmafasern wird er nicht contrahirt und bewahrt in Folge dessen mehr die typische Form des Kerns (Fig. 16 und 17, Taf. II). Die Kernwandung als solche verschwindet. Die Kinoplasmafasern bilden einen Filz um den Kern herum und dringen in seine Höhlung ein. In dem Stadium, welches in Fig. 17, Taf. II abgebildet wurde, verlaufen die Fasern, welche jetzt in die Kernhöhle eingetreten sind, meistens in derselben Richtung und parallel der Achse der zukünftigen Spindel. Rund um diese Spindelanlage hat sich oft eine Zone von körniger Substanz angesammelt. In Fig. 16 und 17, Taf. II kann man sehen, wie kleine Gruppen von Fasern convergiren, um Pole zu bilden. Später treten mehr Pole auf; doch sie sind weder sehr stark, noch ragen sie weit über die Grenze der früheren Kernmembran hinaus, besonders bei den unteren Kernen. Die Spindeln sind Anfangs stumpf (Fig. 19, Taf. II), wenigstens bei den unteren Kernen; später werden sie spitz (Fig. 18, Taf. II).

Die beiden unteren Kerne sind viel grösser als die oberen; ihre Chromatinfäden zeigen mehrere Windungen und sind daher viel länger; die Zahl der Chromosomen, in welche sie zerfallen, ist eine grössere. In Fig. 16, Taf. II ist ein Theil des Kerns dargestellt, der dem Ei- und einem Polkern den Ursprung giebt. Er schliesst mehr als die Hälfte des ganzen Chromatinknäuels ein, während der in Fig. 17, Taf. II wiedergegebene obere der beiden,

im unteren Theil des Embryosacks liegenden Kerne viel weniger als die Hälfte, wahrscheinlich nur etwas mehr als den dritten Theil des Chromatinknäuels enthält. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist der Chromatinfaden in diesem Stadium (Fig. 16 und 17, Taf. II) gar nicht in Segmente zerlegt. Dies geht vielmehr, wie oben bemerkt, erst während der folgenden Spindelentwickelung vor sich. Die freien Enden in den Figuren bezeichnen die Stellen, an welchen der Chromatinfaden durch das Messer zerschnitten wurde, da alle Figuren von Schnitten gezeichnet wurden.

Die fertige Spindel und die Gestalt der Chromosomen der beiden oberen Kerne weicht in Nichts von denselben Elementen in der vorausgegangenen Theilungsfigur ab. Die Zahl der Chromosomen scheint immer zwölf zu sein.

Von den zwei im Chalazaende des Embryosacks liegenden Kernen, kann der untere auffallende Eigenthümlichkeiten während der Theilung zeigen. Die Theilung des oberen von diesen beiden Kernen, welche einen Polkern und einen Antipodenzellkern liefern wird, ist vollkommen normal. Die Zahl seiner Chromosomen ist dagegen schwankend und kann 20 und mehr betragen. Der untere der beiden Kerne kann sich auch auf genau dieselbe Weise theilen mit der zugenommenen Chromosomenzahl (Fig. 19, Taf. II). Doch kann es öfters vorkommen, dass er sich gar nicht theilt, oder die Theilung des Chromatins kann sehr abnorm sein. Bei dieser abnormalen Art der Kerntheilung entwickelt sich das Kerngerüst nicht zum lockeren Knäuelstadium weiter. Dagegen ist eine karyokinetische Spindel wie in den drei anderen Kernen entwickelt, an welcher das Chromatin als eine unregelmässige Masse verschlungener Fäden liegt (Fig. 20, Taf. II). Die Anordnung der Kinoplasmafasern zur Spindel hat wahrscheinlich diese Orientirung des Chromatins bewirkt. Ein Theil des Chromatins wird nun nach jedem Pol befördert. Bei dieser Theilung erhält nicht jeder Tochterkern eine gleiche Menge Chromatin, vielmehr waren die Massen, wie ich beobachten konnte, welche nach den Polen wanderten, von sehr verschiedener Grösse.

Diese abnormale Art der Kerntheilung ist, abgesehen von ihrer sonstigen Bedeutung, deshalb interessant und belehrend, weil sie es wahrscheinlich macht, dass die Theilung des Chromatins allein durch die Spindelfasern bewirkt wird.

Was Miss Sargant[1]) kürzlich als directe Theilung bei den

1) l. c., p. 467.

hier in Frage stehenden Kernen beschrieben und abgebildet hat, ist somit keine amitotische Theilung in gewöhnlichem Sinne. Unter amitotischer Kerntheilung versteht man (und dies ist der Sinn, in welchem dieser Ausdruck auch hier gebraucht wird) eine einfache Durchschnürung oder Fragmentation des Kerns ohne die Bildung einer Kernspindel.

IV. Die Bildung des Eiapparates und die Vereinigung der Polkerne.

Wir können jetzt sofort unsere Aufmerksamkeit auf die vier Kerne im Mikropylenende des Embryosacks richten, von denen schliesslich drei den Eiapparat bilden werden.

Von den Forschern, welche in letzter Zeit das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosacks beschrieben haben, hat wohl Guignard[1]) am eingehendsten die Verhältnisse geschildert. In seiner Fig. 66 hat er vier freie Kerne im oberen Ende des Embryosacks abgebildet; in (l. c.) Fig. 67 erscheint jeder der drei, welche den Eiapparat bilden, zusammen mit einem Theil des umgebenden Cytoplasmas von einer zarten Haut umgrenzt, doch ist nichts über die Entstehung dieser Membranen gesagt, wie aus dem folgenden Citate aus Guignard's Arbeit, welche sich auf dieses Entwickelungsstadium bezieht, zu ersehen ist.

„Parmi les quatre noyaux occupant le sommet du sac (l. c. Fig. 66), il en est deux qui appartiendront, comme on sait, aux synergides, et qui sont frères; des deux autres, situés un peu au-dessous, l'un deviendra le noyau de l'oosphère, tandis que son congénère, restant libre, concourra à former le noyau secondaire du sac embryonnaire. Dès que les synergides et l'oosphère se sont entourées chacune d'une membrane d'enveloppe très délicate, ce noyau demeuré libre, que j'ai désigné jadis, ainsi que son homologue inférieur, sous le nom de noyau polaire, à cause de leur situation dans le sac embryonnaire, commence à grossir et à devenir plus chromatique que le noyau de l'oosphère dont il est pourtant le frère (l. c., Fig. 67 à 69)."

Die Ebenen, in welchen die Theilungen der beiden oberen Kerne sich vollziehen, liegen entweder parallel oder etwas schräg, oder auch rechtwinkelig zu einander. Im letzten Falle bilden die vier neu entstandenen Kerne eine Tetrade, während sie vorher fast

---

1) l. c., p. 188.

in derselben Ebene lagen. Wenn die Kerne eine Tetrade bilden, ist die Orientirung der Verbindungsfäden dieselbe wie in den Pollenmutterzellen. In Fig. 21, Taf. III bilden die Kerne eine Tetrade. Nur drei derselben sind auf dem Schnitte zu sehen. Diese Kerne sind miteinander durch Verbindungsfäden verbunden, während andere Fasern strahlig nach der Hautschicht und dem Innern des Embryosacks verlaufen. Dazwischen liegen Zellplatten, welche die drei Zellen des Eiapparats von einander und vom Polkerne, einem Schwesterkerne des Eikerns, trennen; jedoch ist an der der Embryosackhöhle zugekehrten Seite der Eizelle die Hautschicht noch nicht ganz ausgebildet. Das den Polkern umgebende Cytoplasma grenzt sich nicht durch eine Hautschicht ab, so dass hier keine freie Zelle entsteht.

Die strahlig angeordneten Cytoplasmafasern enden blind im Cytoplasma oder gehen unmerklich allmählich in sein Netzwerk über. Soweit es nachgewiesen werden konnte, wird die Hautschicht gerade so angelegt wie in den Pollenmutterzellen, nämlich vermittelst der Verbindungsfäden. Extranucleare Nucleolen sind bei allen Theilungen sichtbar; später verschwinden sie. In Fig. 22, Taf. III liegen alle Kerne fast in derselben Ebene, so dass wir eine andere Anordnung der Kerne vor uns haben. Wie leicht zu sehen ist, befinden sich die beiden Synergiden oben rechts. Die obere Synergide liegt etwas ausserhalb der Ebene, in der die anderen Kerne orientirt sind. Ihr Kern wurde in der Zeichnung des Medianschnitts nicht eingetragen. Es ist auch klar, dass der Kern, welcher den Synergiden den Ursprung giebt, etwas vor seinem Schwesterkern sich getheilt hat, welch' letzterer das Ei und den oberen Polkern lieferte. Die Fig. 22, Taf. III, welche ein späteres Entwickelungsstadium als Fig. 21 darstellt, lehrt auch, dass der Theil der Embryosack-Hautschicht, welchem wir bei der Anlage der neuen Zellplatten begegnet sind, theilweise die Membran jeder Zelle des Eiapparates bildet, denn alle diese Membranen sind lauter Hautschichten.

Nach den in Fig. 22, Taf. III angegebenen Verhältnissen ist es leichter zu verstehen, warum keine Hautschicht, welche den Polkern gegen den übrigen Embryosack abgegrenzt hätte, gebildet worden ist, wie es doch bei den drei anderen Kernen geschieht, als bei einer solchen Orientirung der Kerne, wie sie uns Fig. 21, Taf. III zeigt. Die Annahme dürfte nicht ungerechtfertigt erscheinen, dass hier auch eine Hautschicht gebildet, jedoch bald

wieder resorbirt wird, wenn auch auf einen solchen Vorgang hindeutende Bilder nicht beobachtet werden konnten.

Bei der ferneren Entwickelung nehmen die drei Zellen des Eiapparats die bekannte, oft abgebildete Form an. Doch mag noch bemerkt werden, dass diese Zellen nicht immer birnförmig sind. Die Synergiden können oft mehr oder weniger dreieckig erscheinen. Die Lage der Kerne und die Vertheilung der Vacuolen weisen manche Verschiedenheit auf. Diese Gestaltungsverschiedenheiten sind aber ohne besondere Wichtigkeit.

Der Eikern kann, wie Guignard[1]) schon angegeben hat, etwas grösser als die Kerne der Synergiden sein und enthält, wie diese, oft drei oder vier Nucleolen von verschiedener Grösse. Jeder Kern jedoch nähert sich mehr dem Ruhestadium.

Die Antipodenzellen werden auf ähnliche Weise, wie es für den Eiapparat angegeben worden ist, angelegt, aber in Folge des schon erwähnten eigenthümlichen Verhaltens des unteren antipodenständigen Kerns ist ihre Anordnung sehr veränderlich. Später werden die Antipodenzellen bald desorganisirt.

Der von der oberen Tetrade stammende Polkern bleibt oft in der Nähe des Eiapparates und ist viel kleiner als der Polkern von der Antipodentetrade. Anfangs ist jeder dieser Kerne mit einer sehr deutlichen Strahlung versehen. Sie können entweder beide aufeinander zu wandern, wobei sie sich nahe der Mitte des Embryosacks im Protoplasmawandbeleg treffen oder, wie es die Regel ist, der untere Kern durchwandert die ganze Strecke, was dann der Fall ist, wenn beide Kerne dicht aneinander geschmiegt nahe beim Eiapparat liegen. Jetzt sind die Strahlungen um die Kerne verschwunden und sie befinden sich im Ruhezustand. Ihre Vereinigung besteht in einer einfachen Verschmelzung des Inhalts beider, ohne dass Centrosomen oder Centrosphären vorhanden wären. Unter Umständen können, worauf ich später zurückkommen will, diese beiden Kerne sich gar nicht vereinigen, sie bleiben vielmehr dicht Seite an Seite liegen, bis beim Embryosack die Anzeichen einer Desorganisation auftreten.

Ein eigenthümliches Vorkommen, welches hierbei beobachtet wurde, dürfte nicht ohne Interesse oder ohne Werth sein. Auf dem Stadium, in welchem zwei Kerne in den entgegengesetzten Enden des Embryosacks liegen, oder gewöhnlich etwas später,

1) l. c., p. 189.

kann man eine oder mehrere runde, sehr dicht und gleichmässig körnige Massen im Cytoplasma bemerken, die mit Vorliebe Orange G. aufnehmen und Trophoplasmakörper genannt werden mögen. Diese Körper nehmen an Grösse zu und werden so gross, oder oft noch grösser als der untere Polkern, wobei sie nach und nach ihre körnige Beschaffenheit verlieren und eine gröbere Wabenstructur erlangen (Fig. 23, Taf. III). Später verschwinden sie vollständig.

Die Versuche, diese Körper zugleich mit dem Plasmainhalt des Embryosacks vermittelst Pepsin-Glycerin verdauen zu lassen, waren vergeblich. Es scheint, dass Protoplasmastructuren, welche mit Chromosmium-Essigsäure fixirt wurden, unverdaulich sind.

Im Verlaufe dieser Untersuchungen boten sich einige ungewohnte Fälle der Beobachtung dar. In drei oder mehr Samenanlagen konnte man zwei ausgebildete Embryosäcke nebeneinander liegen sehen. Einmal fanden sich drei Embryosackmutterzellen in einem jungen Ovulum beisammen, und zwar lagen dieselben nicht in derselben Längsebene, sondern sie waren im Dreieck angeordnet. Sie hatten alle dieselbe Grösse, zeigten sich vollkommen normal ausgebildet uud viel grösser als die benachbarten Zellen des Nucellargewebes. In zwei Fällen folgte anscheinend eine Zelltheilung jeder Kerntheiluug, da später der Embryosack mit einem achtzelligen Gewebe gefüllt war. Ob dieser Erscheinung irgend eine Bedeutung zukommt, mag eine offene Frage bleiben.

V. Die Kern- und Zelltheilung in der primären Embryosackmutterzelle von *Helleborus foetidus* L.

Die primäre Mutterzelle des Embryosackes von *Helleborus* entsteht aus einer einzelnen hypodermalen Zelle am Scheitel des Nucellus. Mit dem weiteren Wachsthum des Nucellus nimmt sie an Grösse zu und zwar besonders in der Länge, so dass sie später, wenn die Integumente erschienen sind, ebenso lang ist wie er. Der Kern, der sich später auf heterotypischem Wege theilen wird, nimmt gleichzeitig an Grösse zu, wird sehr umfangreich und liegt gewöhnlich in der oberen Hälfte der Zelle. Eine Beschreibung seiner Structur im Ruhezustand dürfte hier überflüssig sein. Die Entwickelung des Chromatinfadens im ruhenden Kern und seine Längsspaltung auf einem früheren Entwickelungszustande vollzieht sich

ebenso wie bei der ersten Theilung der Pollenmutterzelle, mit der einzigen Ausnahme, dass die Neigung des zarten Kernfadens, sich zu einem Klumpen zu contrahiren, nicht so gross zu sein scheint. Trotzdem geschieht eine solche Contraction oft. Der dicker gewordene Kernfaden läuft in fast regelmässigen Windungen an der Kernwandung entlang. Wenn der Chromatinfaden in seine sechszehn Chromosomen zerlegt ist, besteht jedes aus zwei Segmenten, die mehr oder weniger umeinander gedreht sein können. Die Chromosomen werden jetzt kürzer und dicker, bilden Ringe, Ellipsen oder sind manchmal zusammengeklappt, wenn sie an den Kernwandungen vertheilt zu liegen kommen. Die beiden Teile jedes Ringes oder jeder Ellipse sind sehr kurz, halbmond- oder bohnenförmig, so dass in Folge dessen der von ihnen umschlossene Raum sehr klein und eng wird, oder sie können so kurz werden und so nahe aneinander liegen, dass das ganze Chromosom wie ein dicker Klumpen aussieht (Fig. 29, Taf. III). Ein oder mehrere Kernkörperchen, welche einige Vacuolen einschliessen, sind vorhanden. Gewöhnlich bietet das Cytoplasma in diesem Stadium eine sehr lehrreiche Structur dar. Von der oberen und unteren Seite des Kerns verlaufen starke strahlig angeordnete Büschel von Kinoplasmafasern, und in dem unteren Theil der Zelle sind die Cytoastern[1]) oft sehr deutlich zu sehen. Das Cytoplasma bietet hier ein sehr schönes Netzwerk dar, welchem auch die Cytoastern angehören. Die Cytoastern sind, trotzdem man sie so häufig beobachten kann, nicht constant; ihren Ursprung verdanken sie Cytoplasmafasern, welche sich an bestimmten Stellen kreuzen. Manchmal kann man sehen, wie einige der radiär vom Kern aus verlaufenden Kinoplasmafasern unmerklich in das cytoplasmatische Netzwerk übergehen. Manchmal können die von der unteren Kernseite ausstrahlenden Fasern sehr lang sein und mehr als den halben Weg bis zum unteren Zellende durchlaufen.

Die Spindelbildung geht ebenso vor sich, wie es für andere heterotypische Theilungen geschildert wurde. Die fertige Spindel liegt in einem von Körnchen verhältnissmässig freien Raume. Ihre Fasern besitzen die gewöhnliche Orientirung. Die zur Kernplatte angeordneten Chromosomen haben dieselbe Form, wie bei der ersten Theilung der Pollenmutterzellen (Fig. 30, Taf. III). Wenn die Tochterchromosomen nach den Polen hin auseinanderweichen, ist

1) Mottier, l. c.

jedes kurz und dick nieren- oder bohnenförmig oder hat die Form eines kurzen gedrungenen V (Fig. 30, Taf. III); auch die Bildung der Tochterkerne vollzieht sich in der schon früher angegebenen Weise.

Gewöhnlich folgt auf eine Theilung des Kerns auch eine solche der Zelle, und die zwei entstehenden Zellen sind meistens von derselben Grösse, doch kann die eine grösser als die andere sein. Die Tochterkerne scheinen kein vollständiges Ruhestadium durchzumachen, die zweite Kern- und Zelltheilung folgt vielmehr schnell auf die erste wie in den Pollenmutterzellen. Beide Kerne theilen sich gleichzeitig nach dem gewöhnlichen Kerntheilungstypus. Auf diese Weise wird durch zwei aufeinander folgende transversale Theilungsschritte eine Reihe von vier Zellen gebildet, die von der primären Embryosackmutterzelle abstammen, eine für die Ranunculaceen wohlbekannte Thatsache.

Diese Anordnung der Zellen ist keineswegs immer dieselbe, denn die obere Zelle kann sich auch oft in schräger oder longitudinaler Richtung theilen. Dies ist zum Beispiel der Fall, wenn die untere der beiden von der ersten Theilung herstammenden Zellen grösser ist als die obere. Wenn eine sehr schräge Theilung in der oberen statt hat, besonders wenn die Ebene der neuen Zellwand in der Ebene des Schnittes, oder nur leicht gegen dieselbe geneigt liegt, wird der Beobachter oft zum Glauben verleitet, es wären nur drei Zellen aus der primären Embryosackmutterzelle hervorgegangen; ein Kern kann nämlich vollkommen den andern decken, oder auch im nächsten Schnitt liegen.

Häufig konnten bemerkenswerthe Abweichungen bei den Kerntheilungen in der primären Embryosackmutterzelle beobachtet werden. Manchmal scheint keine Zelltheilung unmittelbar auf die erste Kerntheilung zu folgen, wenn nämlich nach der zweiten Kerntheilung vier Kernanlagen zu sehen sind, die in einer geraden Reihe liegend, durch Verbindungsfäden miteinander zusammenhängen. In anderen Fällen können die vier Kerne im oberen Theile der Zelle liegen (Fig. 31, Taf. III), aber erst später werden die Zellwände angelegt. Dieses Bild ist lehrreich, indem es die eigenthümliche Anordnung der Verbindungsfäden zeigt, wenn die Zellplatten angelegt werden. Niemals konnten vier fast fertige Kerne ohne ein Anzeichen von folgender Zelltheilung angetroffen werden. Nach dem Verlaufe dieser zwei Theilungen in der primären Embryosackmutterzelle zu schliessen, scheint es ohne Zweifel, dass dieselbe it der Pollenmutterzelle homolog ist.

Die untere der vier Zellen nimmt auf Kosten der drei oberen nach und nach an Grösse zu und entwickelt sich in bekannter Art und Weise zum Embryosack. Ihr Kern, der in das Ruhestadium übergeht, nimmt etwas an Grösse zu, und je ein grosses Büschel Kinoplasmafasern strahlt von seiner oberen und unteren Seite aus. Die drei folgenden Kerntheilungen wurden nicht ins Einzelne verfolgt, da sich theilende Kerne wegen des verhältnissmässig langsamen Wachsens des Embryosacks nur selten angetroffen wurden. Nach den Zuständen, welche ich fand, scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass die Theilung hier auf homotypischem, also gewöhnlichem Wege erfolgt. Nach jeder dieser Theilungen treten die Kerne in das Ruhestadium ein.

Der Kern, der durch die Vereinigung der beiden Polkerne entstand, verbleibt eine Zeit lang im Ruhezustand, bevor er sich theilt, sein Chromatin zeigt das typische Gerüst des ruhenden Kerns.

Der befruchtete Eikern geht ebenfalls vollkommen in einen Ruhezustand über, in welchem er eine Weile vor den weiteren Theilungen, die den Embryo liefern, verharrt.

Ebenso wie für *Helleborus* angegeben wurde, vollzieht sich auch bei *Podophyllum* die Entwickelung des Embryosacks. Die erste Kerntheilung in der primären Embryosackmutterzelle ist heterotypisch. Die zur Kernplatte umgeordneten Chromosomen waren in allen beobachteten Fällen ringförmig oder ellipsoidisch. Die weitere Kernentwickelungsgeschichte wurde nicht verfolgt.

VI. Die Befruchtung.

Zum Studium der Befruchtung lieferten *Lilium Martagon* und *L. candidum* das Material. Sobald die Narben empfängnissreif waren, trug ich den Pollen von einem anderen Individuum derselben Art sorgfältig mit einem weichen Pinsel denselben auf. Um die Zeit, welche zwischen der Bestäubung und der Befruchtung verstrich, festzustellen, wurde das Material in bestimmten Intervallen fixirt, und zwar in je 18, 24, 36, 48, 54, 65, 72 und 96 Stunden nach der Bestäubung.

Der Schilderung des Befruchtungsvorgangs mögen hier einige Angaben über die Structur des Pollenkorns vorausgehen.

Das reife Pollenkorn enthält, wie bekannt, den vegetativen und den generativen Kern. Der generative Kern liegt in einer halb-

mondförmigen Plasmamasse, die durch eine leicht unterscheidbare Hautschicht umgrenzt wird, so dass sie als eine gesonderte Zelle zu betrachten ist. In dünnen, sorgfältig mit Flemming's Safranin-Gentianaviolett-Orange gefärbten Schnitten bildet diese halbmondförmige Plasmamasse einen schönen auffallenden Contrast zu dem übrigen Plasma des Pollenkorns. Sie färbt sich nämlich schön violett, während das übrige Cytoplasma des Pollenkorns, welches besonders den Orangefarbstoff aufnimmt, einen hellen bräunlichen Ton besitzt. Dieses Verhalten des Plasmaleibes der generativen Zelle zu den Farbstoffen verräth seine kinoplasmatische Natur. Im Cytoplasma der generativen Zellen können oft ein oder mehrere Körper beobachtet werden, die sich ganz wie extranucleare Nucleolen färben, was sie in der That auch sind. Zwei derselben können nebeneinander in der Nähe des Kerns oder getrennt an entgegengesetzten Seiten derselben liegen; schliesslich können sie beliebig in der halbmondförmigen Plasmamasse vertheilt sein. Wenn diese extranuclearen Nucleolen nahe am Kern liegen, könnte es einem unerfahrenen Beobachter den Anschein erwecken, als wären Centrosomen vorhanden.

Die Theilung des primären Kerns des Pollenkorns, durch welche der generative und vegetative Kern gebildet wird, geht nach dem Typus der vegetativen Kerntheilungen vor sich. Leider konnte die Theilung des generativen Kerns im Pollenschlauche nicht beobachtet werden, doch ist kein Anlass vorhanden, anzunehmen, dass dieselbe nicht auch auf homotypischem Wege erfolgt.

Achtzehn oder zwanzig Stunden nach der Bestäubung konnten zahlreiche Pollenschläuche im Griffelkanal gefunden werden, doch war noch kein Ende derselben bis zum Embryosack vorgedrungen, was erst 65 oder 72 Stunden nach der Bestäubung der Fall war. Der Inhalt des Pollenschlauchendes, wenn letzteres an der Mikropyle sich befindet, oder eben in den Embryosack eingedrungen ist, färbt sich gleichmässig dunkelroth, und keine unterscheidbare Structur kann in ihm erkannt werden; die Kerne erscheinen nur als rothe Körper. Der Pollenschlauch kann an der einen Seite der Synergiden in den Embryosack eintreten, was dann geschieht, wenn nur eine dieser Zellen nach und nach zu Grunde ging, oder auch zwischen denselben, wenn beide Zellen der Desorganisation verfallen sind. Der Einfluss, den der Pollenschlauch auf die Synergiden ausübt, giebt sich in einer Umwandlung ihres Inhalts in eine

dichte, homogene, sich gleichmässig färbende Masse kund. Ihre Kerne erscheinen, wenn überhaupt sichtbar, als rothe Flecke.

Bei *Lilium Martagon* wurde eine vollständige Vereinigung von männlichem und weiblichem Kern nicht beobachtet, und eine Prüfung mehrerer reifer Kapseln in vorgerückterer Jahreszeit zeigte, dass die Samen nicht normal gereift waren. Nur ein oder zwei einigermassen ausgebildete Samen konnten in mehreren Kapseln gefunden werden. Wir wollen die wahrscheinliche Ursache dieser Erscheinung später darlegen. Der männliche Kern konnte jedesmal in der Eizelle gefunden werden, wenn ein Pollenschlauch in den Embryosack eingetreten war. Er ist gewöhnlich kleiner als der Eikern, hat mehr oder weniger cylindrische Gestalt, ist nieren-, manchmal auch S-förmig gebogen und liegt im Allgemeinen dicht an dem Eikern, doch schien er niemals mit demselben zu verschmelzen (Fig. 25, Taf. III). Sein Chromatinfaden ist oft dicker und färbt sich tiefer roth als der des Eikerns. Manchmal konnte man auch einen anderen, ähnlichen Kern beobachten, der in der Nähe eines der Polkerne lag. In der überwiegenden Mehrheit der Fälle, in denen die Befruchtung sich nicht vollzog, vereinigten sich die beiden Polkerne nicht, um den Endospermkern zu bilden. 96 Stunden nach der Bestäubung zeigte der Embryosack Anzeichen von Desorganisation. *Lilium candidum* dagegen, von welchem man für gewöhnlich annimmt, dass es unter normalen Umständen keine keimfähigen Samen zur Entwickelung bringe, lieferte Material zur Beobachtung normaler und vollständiger Befruchtung. Samen dieser Pflanze, die in verschiedenen Entwickelungsstadien zur Untersuchung gesammelt und fixirt wurden, enthielten vollkommen normale Embryonen und Endosperme. Die Narben dieser Species wurden bestäubt, und zwar sowohl mit eigenem Pollen, als auch mit dem *L. chalcedonicum* und *L. testaceum*. Ob ihr eigener Pollen oder der der anderen Species die Befruchtung vollzog, konnte natürlich nicht entschieden werden. Der männliche und weibliche Kern können zur Zeit ihrer Vereinigung (Fig. 24, Taf. III) ungefähr gleiche Grösse besitzen, doch ist der Eikern meist der grössere. In Fig. 24, Taf. III, welche den Act der Vereinigung beider Kerne zeigt, befindet sich jeder fast im Ruhezustand. Die Kernstructur zeigt ein feines Netzwerk, welches sich schwach violett, statt purpurroth färbt. Das befruchtete Ei enthält einen grossen ruhenden Kern, in dem keine Grenze zwischen dem männlichen und dem weiblichen Bestandtheil unterschieden werden kann. Wie Stras-

burger[1]) schon lange vorher gezeigt hat, kann der männliche Kern, nachdem er in die Eizelle eingetreten ist, an Grösse zunehmen, bevor er sich mit dem Kern der letzteren vereinigt. In dem Embryosack, dem die Fig. 24, Taf. III entnommen wurde, lag bereits eine Anzahl Endospermkerne im Plasmawandbeleg vertheilt. Ob Kinoplasma den männlichen Kern bis zum Eikern begleitet und bei der Befruchtung betheiligt ist, konnte nicht entschieden werden. Wenn der männliche Kern am Eikerne liegt, lässt sich ein besonders differencirtes Plasma, welches ihn begleitet hätte, nicht nachweisen. Das Schicksal des Kinoplasmas, welches, wie angenommen wurde, die generativen Kerne im Pollenschlauche begleitet, muss somit durch fernere Versuche klargelegt werden.

Aus der gegebenen Schilderung geht aber ohne weiters hervor, dass individualisirte Centrosomen mit dem männlichen Kerne in das Ei nicht eingeführt werden, da Centrosomen in den Pollenmutterzellen nicht existiren, so war ja auch von vornherein nicht anzunehmen, dass sie plötzlich beim Befruchtungsact auftauchen würden. Die auch für das Thierreich aufgegebene „Quadrille des Centres" existirt ebenso wenig bei Pflanzen.

In Bezug auf das Verhalten des Kernfadenwerks und der Kernkörperchen während der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Kerns giebt Guignard[2]) an: „Après avoir pris, comme on l'a vu, l'aspect d'un noyau ordinaire et attient un certain volume, un peu moindre en général que celui du noyau femelle, le noyau mâle commence à épaissir les replis de sa charpente chromatique; le nucléole unique ou les nucléoles qui s'étaient formés se resorbent. Toutefois, malgré l'aplatissement des noyaux sexuels l'un contre l'autre, on reconnaît entre leur charpentes chromatiques une ligne de démarcation, et, même après la disparition des nucléoles dans l'un et dans l'autre, cette limite est encore visible . . . Bientôt les enveloppes nucléaires disparaissent, mais le contour primitif des deux noyaux formant la masse commune se reconnaît encore à la périphérie. Les sucs nucléaires peuvent alors se mélanger, sans qu'il soit possible d'affirmer qu'aucun échange de substances solubles ne s'est produit antérieurement entre les deux noyaux. Mais aucune fusion ne se produit entre leurs éléments chromatiques figurés. . . .

---

1) Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, 1884.

2) Guignard, l. c., p. 198—199.

Plusieurs fois, j'ai pu distinguer les deux groupes chromatiques du noyau mâle et du noyau femelle l'un à côté de l'autre. Celui qui appartenait au noyau mâle était un peu plus colorable que l'autre. A cet état, les segments chromatiques, dont on voyait quelques bouts libres dépasser çà et là le contour primitif des noyaux, ne pouvaient pas encore être contés".

Bei der normal verlaufenden Vereinigung der Sexualkerne von *Lilium candidum* wird, wie ich zuvor schon erwähnt habe, das (oder die) Kernkörperchen des generativen Kerns nicht aufgelöst oder resorbirt (Fig. 24, Taf. III). Die Kerne befinden sich im Ruhezustande; die Kernwandung verschwindet an der Berührungsstelle, und die Vereinigung ist so vollständig, dass nach vollendeter Befruchtung ein Unterschied zwischen männlichem und weiblichem Bestandtheil nicht mehr bemerkbar ist. Soviel man sehen konnte, färbten sich beide Kerne ganz gleich. Bei *Lilium Martagon* aber, wo die Sexualkerne, wie zuvor angegeben wurde, sich nicht vereinigten, zeigte der männliche Kern ein gleichmässigeres Chromatingerüst, welches sich tiefer roth färbte, während das weniger regelmässige des Eikerns mehr violett erschien. Dies war z. B. in dem in Fig. 25, Taf. III abgebildeten Ojecte der Fall. Bei *Lilium candidum* fehlten alle Anknüpfungspunkte für die Annahme Guignards[1]), dass die eine Hälfte der Kernplatte bei der ersten Theilung der befruchteten Eizelle von dem männlichen, die andere von dem Eikern abstamme.

VII. Die Beziehung zwischen dem Blüthenstengel und der Zwiebel und das Ansetzen keimfähiger Samen.

Seit mehr als zwei Jahrhunderten ist es wohl schon bekannt, dass bei einzelnen Species von Liliaceen eine Beziehung zwischen Schaft und Zwiebel besteht, welche das normale Ansetzen keimfähiger Samen verhindert. In letzter Zeit wurde unsere Aufmerksamkeit wieder auf diese eigenthümliche Erscheinung durch Mittheilungen von Lindemuth[2]) und von Jost[3]) gerichtet. Lindemuth

1) l. c., p. 200.

2) H. Lindemuth, Ueber Samenbildung an abgeschnittenen Blüthenständen einiger sonst steriler Pflanzenarten. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Jahrg. 14, Heft 7, p. 244, 1896.

3) Ludwig Jost, Ueber das Samensetzen an abgeschnittenen Blüthenstengeln sonst steriler Pflanzen, Botan. Zeitung, No. 2, 1897.

beobachtete das Auftreten dieses Phänomens, wie es scheint, durch Zufall bei einigen Species von *Lachenalia luteola* Jacq, welche für das Herbar hergerichtet werden sollten. Er kommt durch mehrere Versuche zu folgenden Resultaten: „Aber trotz künstlicher, sorgfältigster Bestäubung, und trotzdem die Blüthen von Insecten, namentlich Bienen, die durch die geöffneten Thüren und Fenster Einlass fanden, besucht wurden, beobachtete ich bis zum Jahre 1895 nur taube Kapseln und unentwickelte Samen, kein einziges volles, keimfähiges Samenkorn. Nur an meinen trockenen Herbarexemplaren fand ich, meist nur einzeln in einigen Samenkapseln, eine sehr geringe Zahl, reifer keimfähiger Samen.“

Lilium candidum, welches, wie allgemein angenommen, unter normalen Umständen keine Samen hervorbringt, wurde dazu dadurch gezwungen, dass man die Blüthenschäfte dicht an der Zwiebel abschnitt und sie in Wasser stellte. „Ich stellte im vorigen Sommer zwei Blüthenstengel von *Lilium candidum* L., die dicht an der Zwiebel abgeschnitten wurden, in Gläser, etwa 2—3 cm tief in Wasser und verfuhr ebenso mit einigen Blüthenständen der *Lachenalia luteola* . . . . Von *Lilium candidum* L. gewann ich an beiden Stengeln zusammen drei Kapseln mit gut entwickelten Samen, während an den *Lachenalia*-Schäften einzelne Kapseln volle, oft zahlreiche Samen enthielten.“

Nach den historischen Bemerkungen von Jost, in welchen mehrere Beispiele ähnlicher Art angeführt sind, scheint diese Erscheinung schon Conrad Gessner, 1577, bekannt gewesen zu sein, dessen Erklärung in etwas modificirter Form noch jetzt gilt.

Meine Erfahrungen, die ich betreffs *Lilium candidum* im Sommer 1896 sammelte, zeigen, dass für diese Pflanze die Regel zum wenigsten nicht ohne Ausnahme ist. Denn, wie schon auf den vorigen Seiten erwähnt wurde, fanden Befruchtung und Samenproduction auch unter normalen Verhältnissen statt, d. h. an Pflanzen, welche frei im hiesigen botanischen Garten wuchsen. *Lilium Martagon* jedoch, von welchem allgemein angenommen wird, dass es regelmässig Samen hervorbringt, scheint im hiesigen Garten dem für *Lilium candidum* beschriebenen Schicksal verfallen zu sein. Denn nicht nur hatte es keine Samen oder nur sehr wenige gereift, sondern es hatte in seinen Eiern sich nicht einmal eine Vereinigung von männlichem und weiblichem Kern vollzogen.

Ich konnte mit *Lilium Martagon* nicht die nöthigen Versuche anstellen, um festzustellen, ob Befruchtung und Samenproduction durch die von Lindemuth angewandte Methode erzielt werden könnten. Als ich die Mittheilung Lindemuth's zu Gesicht bekam, war die Entwickelung dieser Pflanze schon zu weit fortgeschritten. Es ist jedenfalls nicht unwahrscheinlich, dass auch bei *Lilium Martagon* unter Umständen die zur Samenproduction nöthige Nahrung von der Zwiebel aufgesogen wird, um als Reservestoff für das nächste Jahr aufbewahrt zu werden. In den Zellen des Nucellus konnte man zur Zeit der Befruchtung sehr wenig oder gar keine Stärke sehen, während die der Integumente und der Placenta ziemlich viel enthielten, ebenso viel als bei *Lilium candidum*.

Um das ganze Verhältniss völlig klar zu legen, werden weitere Untersuchungen jedenfalls erwünscht sein.

VIII. Die Kerntheilung in vegetativen Zellen.

Die hier beobachteten Thatsachen unterscheiden sich beträchtlich von den bisher veröffentlichten, dem Verfasser bekannten Angaben, besonders in Bezug auf die Spindelbildung. Eine kurze Schilderung des Kerntheilungsprocesses zum Zwecke des Vergleichs mit den vorhergehenden Untersuchungen sei hier gestattet. Die folgenden Bemerkungen beziehen sich auf *Lilium*-Arten.

In den vegetativen Zellen der wachsenden Samenanlage konnten fortwährend Kerne in den verschiedensten Theilungsstadien angetroffen werden, so dass jeder Schritt dieser Processe zur Beobachtung vorlag. Die Entwickelung des Chromatinfadens vom feinen Netzwerk des ruhenden Kerns an geht in derselben Weise wie bei der heterotypischen Theilung in Sexualzellen vor sich. Die Längsspaltung vollzieht sich schon auf einem sehr frühen Stadium der Kernfadenentwickelung, und zwar bevor dieser ein mehr homogenes, glattrandiges Aussehen im lockeren Knäuelstadium erhält. In günstigen Fällen kann man die zwei Reihen von Chromatinscheiben, die durch Spaltung einer einzigen entstanden sind, ohne Schwierigkeit erkennen; und in der That ist in den Stadien bis zur Spindelbildung die Längsspaltung des Chromatinfadens dauernd zu sehen. Zugleich zeigen sich die Segmente auch umeinander gedreht, eine Erscheinung, die sich noch zur Zeit, wo die Chromosomen zur Kernplatte angeordnet sind, vorfindet. Es mag die

Bemerkung beigefügt werden, dass die wachsenden Wurzelspitz
von *Allium cepa* und *Vicia faba* günstige Objecte zur Beobachtu
derselben Erscheinung bieten.

Das Kinoplasma ist in viel beschränkterem Maasse als in d
Sexualzellen derselben Pflanzen vorhanden und tritt weniger leic
durch Färbung hervor. In der Regel ist es nicht deutlich strahl
um den Kern angeordnet, sondern bildet einen zarten Filz, d
dicht der Kernwandung anliegt. Manchmal ist dieser Filz so za
und so gleichmässig um den Kern vertheilt, dass die sorgfältigs
Färbung nöthig ist, um ihn irgendwie sichtbar zu machen. Desha
kann er leicht übersehen werden. Nicht selten fügt der Zuf
jedoch, dass man neben dem Filz auch einige wenige radial ve
laufende Fasern sehen kann. In einigen Fällen hat sich der F
in grösseren lockeren Massen an verschiedenen Stellen am Ke
angesammelt, wobei er mehr in die Augen fällt.

Das erste Anzeichen der Spindelbildung besteht in dem a
mählichen Verschwinden der scharfen Umrisse der Kernwandu
Es ist sehr wahrscheinlich, dass letztere, wie ich schon früher a
gedeutet habe, in Spindelfasern umgewandelt wird. Die Ki
plasmafasern dringen jetzt in die Kernhöhle zwischen die Windung
des Chromatinfadens ein, der bis da noch nicht in die einzeln
Segmente zerfallen ist, und bilden eine mehrpolige Spindel. Währe
der weiteren Entwickelung bis zur typischen zweipoligen Spin
wird der Kernfaden segmentirt und die Chromosomen ordnen si
zur Kernplatte an. Die Kernplatte kann gemäss der Form d
Zelle und der Lage der Spindel in derselben verschieden gefor
sein. Die Chromosomen, von denen jedes aus zwei mehr od
weniger umeinander gedrehten Segmenten zusammengesetzt i
liegen an der Spindel und zwischen deren Fasern, wobei il
Längsachsen parallel mit der der Spindel verlaufen (Fig. 26, Taf. II
Sie sind gewöhnlich mit einem Ende an den Spindelfasern befest
und liegen theils auf der einen, theils auf der anderen Seite d
Aequatorialebene (Fig. 26, Taf. III), weshalb eine solche Ke
platte den Eindruck von auseinander weichenden Chromatinsegment
macht. Während der Metakinese werden die an den Spindelfase
befestigten Enden der Segmente zuerst auseinander gezogen, wo
die Kernplatte oft das Aussehen einer Menge verwirrt durcheinand
laufender Chromosomen hat (Fig. 27, Taf. III). Die fertige Spin
kann jetzt spitz oder stumpf sein. Sie ist gewöhnlich spitz währe
der Anaphase. Die auseinander weichenden Segmente zeigen

Gestalt gerader Stäbchen, die an einem Ende oft umgebogen oder gekrümmt sind (Fig. 28, Taf. III).

Ob vegetative Kerne in schnell wachsenden Geweben sich theilen können, ohne zuerst das vollkommene Ruhestadium durchgemacht zu haben, konnte nicht entschieden werden.

IX. Vergleich zwischen vegetativer und heterotypischer Kerntheilung.

Wir wollen jetzt die vegetative mit der heterotypischen Kerntheilung, wie sie uns bei den Pflanzen entgegengetreten ist, vergleichen und sehen, worin beide einander ähnlich sind und wodurch sie sich unterscheiden. Bei diesem Vergleich sollen alle theoretischen Betrachtungen betreffs dieses Gegenstandes vermieden werden, und wir wollen uns vielmehr nur an die durch directe Beobachtung gewonnenen Thatsachen halten.

Die Structur des ruhenden Kerns ist in beiden Fällen die gleiche. In beiden vollzieht sich auch die Entwickelung des dicker gewordenen Kernfadens und seine Längsspaltung auf dieselbe Art und Weise, nur ist bei der heterotypischen Form dieser Vorgang mit einem ausserordentlichen Grösserwerden des Kernumfanges verbunden, so dass der relative Grössenunterschied zwischen dem Ruhestadium und dem Stadium kurz vor der Spindelbildung bei dieser Form erheblicher ist als bei der vegetativen. In Beziehung zu der Grösse der Kernhöhle ist der Chromatinfaden zarter bei der ersten als bei der letzten. Bei der heterotypischen Theilung wird der Kernfaden oft mehr oder weniger durch Einwirkung der Reagentien zu einem Klumpen contrahirt, während bei der vegetativen Theilung eine solche Contraction des Kernfadens selten oder nie eintritt. Bei der heterotypischen Theilung liegen die Chromosomen immer längs der Kernwandung vertheilt oder in der Kernhöhle zerstreut, vorläufig bis zum Verschwinden der Kernmembran und zur Bildung der Spindel. Die Chromosomtheile bilden Ringe oder Ellipsen, oder können dicht zusammengeklappt aneinanderliegen, bevor sie sich zur Kernplatte anordnen. Bei der vegetativen Theilung ist der Chromatinfaden zur Zeit, wo die Kernwandung als solche verschwindet, und die Spindelfasern in die Kernhöhle eintreten, noch nicht in seine Segmente getheilt; die Chromosomen sind gewöhnlich entweder gerade oder nur

wenig gekrümmt. Die Chromosomen bei der heterotypischen Theilung von *Lilium* sind, soweit wenigstens als meine Beobachtungen reichen, an den Spindelfasern mit ihrer Umbiegungestelle, oder in der Mitte zwischen den freien Enden befestigt.

Die auseinander weichenden Tochtersegmente besitzen V-Form. Bei der vegetativen Theilung sind die Chromosomen an oder nahe bei den Enden den Spindelfasern angeheftet und die sich trennenden Tochtersegmente besitzen die Form gerader Stäbchen, die manchmal an einem Ende leicht gekrümmt oder gebogen sind; selten sind sie wie ein breites U geformt. Rücksichtlich der Form und Anheftungsweise der Chromosomen können noch andere Variationen in beiden Typen angetroffen werden. Die sogenannten achromatischen Bestandtheile der Spindel sind fast gänzlich cytoplasmatischen Ursprungs. Die Lininfäden in der Kernhöhle tragen auch zur Spindelbildung bei. In beiden Fällen sind die Spindeln zuerst vielpolig, und werden nach und nach in die typischen zweipoligen umgewandelt.

X. Bemerkungen über die Reduction der Chromosomenzahl.

In Rücksicht auf die Wichtigkeit, welche die Frage nach der Reduction der Chromosomenzahl besitzt, die, wie jetzt allgemein bekannt, auf einer bestimmten Stufe im Lebenslauf so vieler Organismen eintritt, fühlten wir uns verpflichtet, derselben ganz besonders unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Das Ergebniss war, dass in der Embryosackanlage der Phanerogamen wohl eine Reduction der Chromosomenzahl erfolgt, eine sogenannte Reductionstheilung aber nicht existirt.

Zunächst wollen wir uns im kurzen die schon geschilderten Thatsachen wieder vergegenwärtigen und sie im Einzelnen betrachten. Der Chromatinfaden des primären Kerns in der Embryosackmutterzelle von *Lilium Martagon*, dessen Theilung heterotypisch ist, zerfällt durch Quertheilung in zwölf Elemente oder Chromosomen, und weist somit der Regel nach genau die Hälfte der in vegetativen Zellen dieser Species vorkommenden Chromosomenzahl auf. Jedes Chromosom ist der Länge nach gespalten und meistens zusammengefaltet, und die beiden, durch die erste Theilung gelieferten Kerne erhalten zwölf vollkommen ähnliche, V-förmige Tochtersegmente. Die Nachkommen des oberen Kerns, unter denen sich schliesslich

auch der Eikern befindet, weisen während der Theilung constant zwölf Chromosomen auf. Der untere Kern dagegen, der aus der Geschlechtsbahn tritt, zeigt bei seinen Theilungen, soweit als diese noch in typischer karyokinetischer Weise sich vollziehen, eine schwankende, jedoch stets grössere Chromosomenzahl, als zwölf, nämlich 20, 24 oder noch mehr. Jede normale Kerntheilung im Embryosack von *L. Martagon* ist von einer Längsspaltung des Kernfadens begleitet[1]); es findet demnach eine Reductionstheilung nicht statt. So müssen wir denn schliessen, dass die reducirte Zahl der Chromosomen im primären Embryosackkern nicht durch eine Pseudo- oder Scheinreduction erhalten wird, sondern, dass eine wirkliche Reduction stattfindet, und zwar während des Ruhestadiums oder der langen Wachsthumsperiode vor der Quersegmentirung des Kernfadens.

Das plötzliche Auftreten der grösseren Chromosomenzahl im unteren Kern bei der zweiten Theilung setzt den Beobachter zunächst in Verlegenheit. Die sichtbare Ursache dieses Verhaltens, soweit sie, aus der directen Beobachtung sich ergiebt, beruht darauf, dass dieser Kern grösser wird als der obere, sein Chromatinfaden sich in zahlreichere Windungen legt, länger ist und wohl daher in eine grössere Zahl von Chromosomen zerlegt wird.

Bei *Helleborus* zeigt der primäre Kern der Embryosackmutterzelle, der sich nach dem heterotypischen Schema theilt, die reducirte Chromosomenzahl, nämlich 16. Die Theilung der Tochterkerne erfolgt kurz darauf nach dem gewöhnlichen Typus. Die Details bei dem Verhalten der Chromatinelemente in diesen Theilungen sind so schwer zu verfolgen, dass bestimmte Schlüsse aus ihnen nicht gezogen werden können. Doch scheint jeder Tochterkern, soweit es abgeschätzt werden kann, die reducirte Zahl der Chromosomen zu enthalten

In thierischen Zellen ist die heterotypische Theilung nicht unbedingt eine Vorbereitung zu einer Reductionstheilung; nach Haecker[2]) kann die heterotypische Kerntheilung während der ersten vier oder fünf Furchungstheilungen in den Zellen, welche direct an der Keimbahn liegen, anftreten. Bei Betrachtung der Haecker'schen

---

1) Diese Längsspaltungen hatte schon Guignard, l. c., und neuerdings auch Miss Sargant, l. c., p 468, behauptet; ich hoffe, dass meine Figuren sie nun endgiltig beweisen.

1) Haecker, Die Keimbahn von *Cyclops*. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 49, 1. Heft, 1897.

Figuren muss man sich übrigens fragen, ob die von ihm beschriebenen Theilungen heterotypisch in dem Flemming'schen Sinne oder in dem von mir für Pflanzenzellen geschilderten sind.

Meves[1]) versichert, dass die Karyokinese in den zwei Reifungstheilungen der männlichen Sexualzellen von *Salamandra maculosa* heterotypisch bezw. homotypisch ist, wie es von Flemming beschrieben wurde[2]). Ferner ist er der Meinung, dass diese zwei Formen der Karyokinese nicht nebeneinander in jeder Spermatocytengeneration auftreten, wie Flemming feststellte; aber sie stellen immer Reifungstheilungen vor. Die frühere Ansicht Flemmings, dass die Tochterchromosomen in der heterotypischen oder ersten Reifungstheilung während der Anaphase sich längsspalten, und zwar bevor die Segmente die Pole erreichen, und dass diese Längsspaltung eine Vorbereitung zur zweiten Reifungstheilung ist, wird bestätigt. Diese Längsspaltung des Tochterchromosomen habe ich auch für *Triton* constatiren können. So scheint es denn, dass jede Möglichkeit, in diesem Falle eine Reductionstheilung anzunehmen, ausgeschlossen ist. Ob diese Theilungen, wie sie von Flemming beschrieben wurden, wirklich Reifungstheilungen sind, ob ferner diese Reifungstheilungen erst bei den folgenden Zellgenerationen stattfinden, was von v. Rath[3]) behauptet wird, das sind Fragen, welche die Zoologen beantworten mögen.

Uns musste es aber auch auffallen, wie ähnlich trotz mancher Unterschiede die Theilungsbilder sind, welche die Embryosackkerne, die aus der heterotypischen Theilung hervorgingen, mit dem zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen aufweisen. Wir hatten nicht ohne Widerstreben eine Reductionstheilung in den Pollenmutterzellen angenommen; jetzt überkamen uns neue Zweifel. In den Embryosäcken findet keine Reductionstheilung statt, ungeachtet die heterotypische Theilung ganz derjenigen in Pollenmutterzellen gleicht und die darauf folgenden Theilungen dem zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen so ähnlich im Aussehen sich zeigen. In den Pollenmutterzellen waren die Bilder aber wesentlich complicirter, ihre Deutung aber hatte grosse Schwierigkeiten bereitet. Sollte

1) Meves, Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 48, 1896.

2) Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 29, 1887.

3) v. Rath, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von *Salamandra maculosa*. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 57, 1893.

wirklich in der Deutung des Gesehenen jeder Irrthum ausgeschlossen geblieben sein? Jedenfalls empfanden wir bei der Wichtigkeit der Frage die Pflicht, die Sache nochmals in den Pollenmutterzellen zu prüfen. Wir haben neues Material in etwas abweichender Weise fixirt, auch neue Pflanzen herangezogen und hoffen, über den Gegenstand, an dem ich mit Professor Strasburger gemeinsam arbeite, demnächst weitere Mittheilungen machen zu können[1]).

Figuren-Erklärung.

Wo nicht anders bemerkt, beziehen sich alle Figuren auf *Lilium Martagon*.

Sie sind von 7,5—10 μ dicken Schnitten mit Hilfe der Abbe'schen Camera lucida, unter Anwendung der Leitz'schen homogenen Immersion $\frac{1}{16}$ und der Oculare 1, 3 und 4 gezeichnet.

Chromosmiumessigsäure-Präparate und Safranin-Gentianaviolett-Orange-Färbung.

Tafel II.

Fig. 1 u. 2. Längsschnitt durch die Embryosackmutterzelle. Fig. 1 zeigt den Kern, der sich noch im Ruhestadium befindet, umgeben von einem Filz von feinen Cytoplasmafasern. Fig. 2 stellt einen weiter vorgeschrittenen Entwickelungszustand vor; der Filz ist gröber und besitzt weite Maschen. Ein deutlicher Kernfaden ist vorhanden nebst zwei grossen Kernkörperchen und vielen kleineren nucleolenähnlichen Körpern.

Fig. 3. *Lilium candidum*. Auf demselben Entwickelungszustand wie Fig. 2; die dicken Cytoplasmastränge erscheinen verschieden angeordnet.

Fig. 4. Vielpolige Spindel bei der ersten Kerntheilung im Embryosack.

Fig. 5. Fertige Spindel bei der ersten Kerntheilung, die Chromosomen zur Aequatorialplatte angeordnet.

Fig. 6. Die auseinander weichenden Tochtersegmente an derselben Spindel.

Fig. 7. Die Tochterkerne kurz nach dem Erscheinen der Kernwandung. Die Verbindungsfäden sind in der Aequatorialregion sehr stark verdickt. Von jedem Kern strahlen Kinoplasmafasern in allen Richtungen bis zur Hautschicht aus. Der Büschel von Kinoplasmafasern im oberen Zellende, die nach einer Stelle der Hautschicht hin convergiren, stellt anscheinend den Rest des oberen Pols der früheren Spindel dar.

Zweite Kerntheilung.

Fig. 8. Bildung einer vielpoligen Spindel. Die Kernwandung ist verschwunden und der grösste Theil der Kinoplasmafasern ist in die Kernhöhle eingedrungen.

Fig. 9 u. 10. Spindeln vom oberen und unteren Kern; der Kernfaden ist noch nicht vollständig in Chromosomen zerlegt.

Fig. 11. Spindel vom oberen Kern; die Chromosomen sind zur Kernplatte angeordnet.

---

1) Das ist inzwischen an die Deutsche Botanische Gesellschaft geschehen.

Fig. 12. Dieselbe Spindel; Metakinese.

Fig. 13 u. 14. Spindel vom oberen resp. unteren Kern mit auseinander weichenden Tochterchromosomen.

Fig. 15. Embryosack mit vier Kernen (weitere Erklärung im Text, p. 136).

Dritte Kerntheilung.

Fig. 16. Spindelbildung im oberen Kern, welcher den Ei- und einen Polkern liefern wird. Die Kinoplasmafasern sind in die Kernhöhle zwischen die Windungen des noch nicht segmentirten Chromatinfadens eingedrungen.

Fig. 17 Dasselbe Stadium von dem oberen der beiden im Chalazaende des Embryosacks liegenden Kerne.

Fig. 18. Spindel vom oberen Kern, den Ei- und einen Polkern liefernd: Ende der Metakinese.

Fig. 19. Spindel vom unteren der beiden im Antipodenende des Embryosacks liegenden Kerne. Chromatinfaden nicht vollständig segmentirt.

Fig. 20. Abnormale karyokinetische Figur vom unteren der beiden im Antipodenende des Embryosacks liegenden Kerne.

Tafel III.

Bildung des Eiapparats.

Fig. 21. Drei Kerne von der oberen Tetrade. Rechts unten die Eizelle; links der Polkern. (Weiteres im Text.)

Fig. 22. Ein späteres Stadium als in Fig. 21. Alle vier Kerne liegen fast vollständig in der Schnittfläche. Rechts oben die Synergiden; links unten die Eizelle und der Polkern.

Fig. 23. Trophoplasmatischer Körper im Embryosack.

Befruchtung.

Fig. 24. *Lilium candidum*. Eizelle, die Vereinigung der Sexualkerne zeigend. Die Synergiden erscheinen als dunkle homogene Massen.

Fig. 25. Halbmondförmiger, männlicher Kern, dem Eikern anliegend.

Theilung vegetativer Kerne.

Fig. 26. Spindel mit abgestumpften Polen. Die Chromosomen sind zur Kernplatte angeordnet.

Fig. 27. Dieselbe Spindel, Metakinese.

Fig. 28. Spindelpole zugespitzt; die Chromosomen im Auseinanderweichen begriffen.

Helleborus foetidus.

Fig. 29. Oberer Theil der Embryosackmutterzelle. Zahlreiche Kinoplasmafasern strahlen vom unteren und oberen Theile des Kerns aus. Unten Cytoastern.

Fig. 30. Spindel bei der ersten Theilung der Embryosackmutterzelle; die Chromosomen im Auseinanderweichen begriffen.

Fig. 31. Vier Kerne im oberen Ende der Embryosackmutterzelle, die simultane Zellplattenbildung zeigend.

Bonn, den 20. März 1897.

Inhalt
des vorliegenden 1. Heftes, Band XXXI.

Seite

Ueber die Befruchtung und Entwickelung der Oosphäre bei den Peronosporeen.

Von

A. N. Berlese.

Mit Tafel IV—VII.

Vor Allem erachte ich es für meine angenehme Pflicht Herrn Prof. E. Strasburger für das Interesse, welches er meinen Untersuchungen entgegenbrachte, für die gütigen Rathschläge, die er mir zu Theil werden liess, und für die Einsendung einiger Publicationen, deren Kenntnissnahme für mich von Wichtigkeit war, ferner dem Herrn Prof. G. Gibelli für die Ueberlassung zweier Abhandlungen, die ich nothwendiger Weise consultiren musste, an dieser Stelle meinen innigsten Dank auszusprechen.

In allen Arbeiten, welche vom biologischen Standpunkte aus über die Peronosporeen handeln, werden auch die Details des Befruchtungsvorganges, und zwar der Richtschnur folgend, welche die Untersuchungen von A. De Bary festgestellt haben, auseinandergesetzt. Im Allgemeinen geben die Autoren Folgendes an: die Sexualorgane bilden sich auf dem endophytischen Mycelium; am Ende eines Fadens oder in dessen Verlaufe selbst entsteht eine Blase, die allmählich an Grösse zunimmt, sich durch ein queres Septum von dem unterliegenden Faden trennt und dann das Oogonium oder weibliches Geschlechtsorgan bildet. An der Seite dieses letzteren, gewöhnlich auf demselben Faden, entwickelt sich eine keulenförmige Papille, das Antheridium oder männliches Geschlechtsorgan; dieses wendet sich dem Oogonium zu, legt sich an dasselbe an, entwickelt zuweilen ein Röhrchen, das die Wand des Oogoniums durchbohrt und in das Innere, beziehungsweise das Protoplasma desselben eindringt. Durch jenes Röhrchen hindurch wandert ein Theil des Protoplasma des Antheridium in das Oogonium hinein, verschmilzt mit dem Protoplasma des letzteren und es tritt die Befruchtung ein. Die Oosphäre zeigt in dieser Periode eine doppelte

Wandung (Exo- und Endosporium) und wandelt sich in die Oospore um.

Der Kürze wegen will ich an dieser Stelle nicht alle jene Arbeiten anführen, welche sich mit unserem Gegenstande beschäftigen, um so mehr als diese auch Gemeingut der Handbücher geworden sind. Bekanntlich war A. De Bary der Erste, welcher jene Thatsachen feststellte und dieselben als Befruchtungserscheinungen deutete. Er sagte:[1] „L'endophyte *(Cystopus candidus)* dont nous parlons possède une seconde sorte d'organes réproducteurs qui paraissent avoir echappé jusqu'ici aux mycétologues, parcequ'ils restent cachés dans le parenchyme qui les nourrit. Ils naissent plus tard que les conidies et ils ressemblent parfaitement aux fruits endothèques que M. Tulasne a découverts dans les Peronospora. De même que ces fruits, ils doivent leur origine des organes sexuels qui, selon la terminologie proposèe par M. Pringsheim pour les organes analogues de Algues, doivent porter le nom d'oogones et d'anthéridies . . . . Vu la grande ressemblance de ces organes avec les organes sexuels des Saprolegniées[2]) qui s'attachent intimement aux Algues et dont la sexualité est prouvé par l'expérience, on ne peut pas douter, que les phénomènes signalés ne représentent un acte de fécondation, et que le tube poussé par l'antheridie ne doive être regardé comme tube fécondateur. Il est remarquable que chez ces champignons *(Cystopus)* le tube poussé par l'anthéridie opère la fécondation par le seul contact. Jamais son extrémité ne l'ouvre, jamais en n'y trouve des anthérozoïdes; tout au contraire, l'anthéridie conserve, jusqu'à la maturation de l'oospore l'aspect qu'elle présentait au moment de la fécondation.

Natürlich kann heutzutage nicht zugegeben werden, dass ein Befruchtungsakt ohne Eröffnung des Befruchtungsrohres also ohne eine Vereinigung der beiden Geschlechtskerne stattfinden könne; es müsste deshalb De Bary's Ausdrucksweise, welche wahrscheinlich einer unvollkommenen Beobachtung ihre Entstehung verdankt, modificirt werden. Uebrigens möchte ich schon jetzt hervorheben, dass lange Zeit fortgesetzte Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang und die Entwickelung der Oosporen der Peronosporeen, von denen ich namentlich die letztere auf den grössten Theil der bekannten Arten ausdehnte, mich in der Meinung bestärken, dass

1) De Bary, Developp. des champ. paras., p. 16.
2) Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Botanik, I, p. 284 et II, p. 205.

eine wirkliche und vollständige Befruchtung bei diesen Pilzen nicht so absolut constant vorkommt, wie allgemein angenommen wird.

In der That vermochte ich in einigen Arten *(Cystopus Portulacae, Peronospora Ficariae, P. effusa, P. Alsinearum, P. parasitica)* in genügender Weise die Einzelheiten des inneren Vorganges der Befruchtung zu verfolgen, bei anderen hingegen (wie z. B. die Plasmoparae) war dies nicht möglich, und es konnte sogar nicht immer die Anwesenheit des Antheridiums und noch weniger das Vorhandensein eines gut entwickelten Befruchtungsschlauches constatirt werden, trotzdem ich einige hundert Oosporen von jeder Art untersuchte. Allerdings stand mir nicht immer frisches Material zur Verfügung, allein es gelang mir auch an von Herbarien stammendem Materiale leicht Antheridium und Befruchtungsschlauch in jenen Arten nachzuweisen, in welchen diese Gebilde sehr gut bekannt sind.

Die Methoden, welche ich anwandte, um die Oogonieen und Oosporen deutlich zu sehen, lassen keine Beobachtungsfehler zu, im Gegentheil sie erleichtern in ganz besonderer Weise die Erkennung derselben. Von diesen Methoden haben die einen zum Zwecke die verschiedenen Phasen der Entwickelung des Oogoniums und der Oosphäre und somit auch die in denselben auftretenden Erscheinungen in's klare Licht zu setzen, die andern Methoden hingegen (namentlich diejenigen, welche bei schon reifem Material zur Anwendung kommen) ermöglichen das Studium der Form und der Structur der Oosporen, und der Verhältnisse, welche zwischen diesen Theilen, den sie tragenden Mycelien und dem Parasiten bestehen. Von den ersteren werde ich handeln bei Berücksichtigung der Entwickelung des Oogoniums und des Befruchtungsvorganges, von den anderen bei Besprechung der Entwickelung und der Structur der Oospore.

Hier möchte ich nur hervorheben, dass sowohl die einen wie die anderen Methoden mir die Ueberzeugung verschafften, dass nicht immer deutlich eine Perforation der Wand des Oogoniums durch den Befruchtungsschlauch erfolge und dass dieses letztere Organ nicht in constanter Weise vorhanden sei. Trotzdem findet immer die Entwickelung der Oospore statt, und deshalb kann auch bei den in Rede stehenden Pilzen ebenso wie bei einigen Arten der Saprolegnieen eine Parthenogenesis nicht ausgeschlossen werden.

Rücksichtlich der Beziehungen zwischen der Structur der verschiedenen Theile und dem Fehlen eines Befruchtungsschlauches

konnte ich nichts Bestimmtes eruiren und möchte diesbezüglich nur eine Hypothese aufstellen, ohne jedoch derselben eine zu grosse Bedeutung zuschreiben zu wollen, da meine hierauf gerichteten Beobachtungen noch zu mangelhaft sind, beziehungsweise nicht oft genug wiederholt werden konnten.

Wie wir in der Folge an der Hand vieler Beispiele sehen werden, besitzt die Oospore der Peronosporeen nicht immer die klassischen zwei Wandungen, d. h. das Exo- und Endosporium. De Bary sah sie bei *Cystopus candidus* und bei manchen Peronosporeen; einige Forscher sahen sie oder glaubten wenigstens die Membranen in vielen anderen Arten gesehen zu haben. Gewisse Autoren beschreiben die Entwickelung der Oosporen der *Peronospora* des Weinstockes und erwähnen, abgesehen von der Verdickung des Exosporiums, dieselben Structurverhältnisse, welche De Bary bei *Cystopus candidus* beobachtete[1]). Die Sache verhält sich jedoch anders.

Es wird angenommen, dass bei den Peronosporeen das Periplasma das Exosporium bilde, während der peripherische Theil der Oosphäre sich in das Endosporium umgestalten sollte. Ich habe jedoch constatiren können, und es soll hiervon an anderer Stelle noch ausführlicher gehandelt werden, dass dies nicht immer der Fall ist und dass dieser Vorgang in denjenigen Arten nachgewiesen werden könne, bei welchen die Wand des Oogoniums während der ganzen Lebensdauer des Organs ihre Zartheit bewahrt.

In anderen Arten jedoch ist die Wand des Oogoniums gleich nach ihrer Differenzirung zart und bleibt so bis zur definitiven Ent-

---

1) Bezüglich der *Peronospora* des Weinstockes wurden noch weitere Besonderheiten angeführt, welche aber in anderen, von der *Peronospora* ganz verschiedenen Arten vorzukommen pflegen und deshalb bloss als charakteristische Eigenschaften der Familie angesehen werden können. Der Kürze wegen erwähne ich nur die Abhandlung „La *Peronospora viticola*, Milano 1881“ von Prof. Pirotta, Director des botanischen Institutes der Universität von Rom, damit sich der Leser einen Begriff von der wissenschaftlichen Gründlichkeit dieses Botanikers bilden könne. Er sagt: das Antheridium (p. 10) legt sich an das Oogonium an, perforirt dessen Membran und treibt einen dünnen Fortsatz in das Centrum desselben. Von dem offenen Ende dieses Fortsatzes aus mischt sich allmählich das männliche Protoplasma mit dem weiblichen, und die von den beiden Arten von Protoplasma gebildete Masse rundet sich ab, bedeckt sich mit einer harten, resistenten, leicht braun gefärbten, sehr dicken und glatten Membran. Von den Röhrchen des Myceliums (p. 12) gehen Saugfortsätze ab .... Ihre Form ist sehr verschieden, zuweilen sind sie säckchenartig verdickt oder haben die Gestalt von Sphären oder Kolben, oder es gehen von ihrer Spitze kleine, freistehende und sich verflechtende, gewöhnlich sehr kurze Zweigchen ab.

wickelung desselben. Noch bevor aber die Oosphäre ihre vollständige Ausbildung erreicht hat und vor der Befruchtung, bemerkt man eine Verdickung der Wand des Oogoniums, so dass sie in einigen Arten das Vierfache oder auch Fünffache und noch mehr *(Sclerospora graminis)* der ursprünglichen Dicke erreicht.

In allen Arten nun, in welchen dies stattfindet, und es sind deren einige und verschiedenen Gattungen angehörend, bildet sich kein wahres membranöses Exosporium; die stark verdickte Wand des Oogoniums bleibt dem Endosporium anliegend und ersetzt functionell das Exosporium selbst. Diese Thatsache, welche Mangin bei der oben erwähnten *Sclerospora* constatirt hatte, konnte ich in einigen Arten der *Peronospora* bekräftigen und namentlich bei allen *Plasmoparae*, in welchen die Oospore nachweisbar ist, wie bei *Bremia* und *Basidiophora*.

In diesen Arten aber vermochte ich nicht immer in deutlicher Weise den Befruchtungsschlauch nachzuweisen. Konnte sich dieses vielleicht deshalb nicht entwickeln, weil es die Wand des Oogoniums, die schon zur Zeit, in welcher die Oosphäre das männliche Element aufzunehmen pflegt, ziemlich verdickt ist, nicht zu durchbohren vermag? Diese Hypothese müsste noch durch weitere Untersuchungen bestärkt werden.

Nach den angedeuteten ersten Untersuchungen von De Bary über den Befruchtungsprocess bei den Peronosporeen haben sich auch noch andere Autoren mit demselben Gegenstande beschäftigt, und wir besitzen bedeutende Studien in dieser Richtung von Hartig[1]), Cornu[2]), De Bary und Woronin[3]), genaue Arbeiten von Marshall Ward[4]), Fischer[5]), Chmielewsky[6]), Istvánffi[7]). Dangeard[8]) und hauptsächlich von Wager[9]).

---

1) Hartig, Untersuchungen aus dem Forstbotan. Institut München, I, p. 49, 50.

2) Cornu, Etudes sur les Peronosporées.

3) De Bary und Woronin, Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze, vierte Reihe, p. 26.

4) Marshall Ward, Observat. on the genus *Pythium*.

5) Fischer, Ueber das Verhalten der Zellkerne in fusionirenden Pilzzellen. Botan. Zeitung 1885.

6) Chmielewsky, Zur Frage über Copulation der Kerne beim Geschlechtsprocess der Pilze.

7) Istvánffi, Ueber die Rolle der Kerne bei der Entwickelung der Pilze.

8) Dangeard, Le Botaniste, II. u. III. Serie.

9) Wager, Reproduction and Fertilisation in *Cystopus candidus*. On the Structure and Reproduction of *Cystopus candidus*. On the nuclei of *Peronospora parasitica*.

Einige von diesen Autoren, speciell De Bary, Hartig, Cornu, nahmen das Zustandekommen des Sexualprocesses durch Vereinigung des Plasmas des Antheridiums und des Oogoniums an, andere modernere Forscher hingegen haben auf Grund von Untersuchungen, welche auf anderem Gebiete hinsichtlich der Bedeutung der Geschlechtskerne und ihres constanten Vorkommens bei der Befruchtung gemacht wurden, ihre Bemühungen auf die Auffindung jener Kerne auch in den Peronosporeen und die Feststellung ihres Verhaltens in dem Geschlechtsprocesse gerichtet.

Die zahlreichen Untersuchungen, welche in dieser Richtung angestellt worden sind, haben nicht zu übereinstimmenden Resultaten geführt, die ich im Folgenden kurz anführen werde. Es soll hier gleich erwähnt werden, dass De Bary in seinem klassischen Werke über *Phytophthora omnivora* über den Geschlechtsvorgang sehr genaue Beobachtungen anführt, welche auch einige von Hartig diesbezüglich geäusserten Anschauungen richtig stellten.

Dieser tüchtige Forscher behauptete nämlich, dass das Protoplasma des Antheridiums bei dieser Art während der Befruchtung zum grössten Theile in das Oogonium übergehe, wie bei *Pythium*.

De Bary hingegen spricht sich über diese Frage folgendermassen aus: Ist die Glättung des Eies vollendet, so treibt das Antheridium von der Mitte der Ansatzfläche aus gegen jenes eine cylindrisch-keulenförmige, von homogen-trübem Plasma erfüllte Aussackung, den Befruchtungsschlauch. Derselbe ist da, wo er von der Ansatzstelle entspringt und die Oogoniumwand durchbricht, sehr eng. Er presst sein Ende dem Ei fest auf, derart, dass dieses oft einen tiefen Eindruck erhält, dann schwindet in der Mitte der Berührungsfläche die scharfe Umschreibung der Hautschicht, diese erscheint durchbrochen, und man sieht nun durch die Mittellinie des Schlauches eine dunklere, unbestimmt körnige Plasmamasse langsam aus dem Antheridium gegen das Ei wandern, bei sehr deutlichen Exemplaren an der Ansatzstelle die Fettkugeln zurückdrängend, so dass dieselben einen breiten trüb-feinkörnigen „Empfängnissfleck“ frei werden lassen.

Alle diejenigen, welche die Arbeiten dieses berühmten Forschers über die Befruchtung der Peronosporeen kennen, wissen, mit welcher Beobachtungsschärfe und geistvollen Inductionen derselbe die wahrgenommenen Erscheinungen erklärte, und seine Ideen mussten deshalb begreiflicher Weise allgemein angenommen werden. Weitere Untersuchungen jedoch, welche mit geeigneteren Untersuchungs-

methoden und vollkommeneren optischen Hilfsmitteln ausgeführt wurden, haben gezeigt, dass gewisse Thatsachen, welche von dem genannten Forscher festgestellt wurden, entweder nicht ganz annehmbar sind oder aber nicht jene fundamentale Bedeutung haben, welche ihnen zugeschrieben worden ist. Iedenfalls steht aber fest, dass die Arbeiten von De Bary eine der bedeutendsten Perioden in der Geschichte der Lehre von der Befruchtung der Peronosporeen bilden.

Das Verhalten des Antheridiums und des Oogoniums und der relativen Plasmen während des Befruchtungsvorganges ist nach jenem Forscher verschieden, und es sollen die folgenden Fälle unterschieden werden können:

I. Der grösste Theil des Protoplasmas des Antheridiums wandert in das Oogonium, nachdem sich der Befruchtungsschlauch an seinem Ende eröffnet hat *(Pythium)*.

II. Das Protoplasma des Antheridiums geht nur zum kleinsten Theile in das Oogonium über, durch eine sehr kleine Oeffnung hindurch, welche sich an der Spitze des Befruchtungsschlauches bildet *(Phytophthora)*.

III. Der Befruchtungsschlauch bleibt constant geschlossen, und es erfolgt deshalb kein sichtbarer Uebergang des Protoplasmas des Antheridiums in das Oogonium *(Cystopus* u. s. w.).

Ueber die Arbeiten, welche von dem Befruchtungsvorgange bei einigen Peronosporeen handeln, berichtete in genauer Weise Wager in seiner schönen Arbeit „On the Structure and Reproduction of *Cystopus candidus*", und auch Dangeard beschäftigte sich mit ihnen in genügendem Maasse, namentlich in seinen interessanten „Recherches histologiques sur les champignons". Ich erachte es deshalb nicht für nothwendig, an dieser Stelle genauer auf dieselben einzugehen, und möchte nur auf den Irrthum Chmielewsky's hinweisen, welcher annahm, dass im Oogonium bloss ein einziger elliptischer wandständiger, an Chromatin armer und deshalb schwer färbbarer Kern vorhanden sei, ferner auf die gleichfalls ungenaue Beobachtung von Fisch, nach welcher die im Oogonium vorhandenen mehrfachen Kerne sich zu einem einzigen vereinigen sollen. In der That sind im Oogonium viele Kerne vorhanden, wie schon Wager, Istvánffi, Dangeard u. s. w. gezeigt haben und auch ich leicht nachweisen konnte; es erfolgt jedoch keine Verschmelzung derselben, sondern sie theilen sich und zeigen dann, wie später noch auseinandergesetzt werden soll, ein verschiedenes Verhalten.

Die Meinungen, welche über die Structur der Geschlechtstheile der Peronosporeen geäussert wurden, sind also verschieden und einander widersprechend, und ich entschloss mich deshalb, bei Bearbeitung dieses Gegenstandes für meine Monographie der Peronosporeen, denselben einer weiteren Prüfung zu unterziehen, wie ich es auch für die anderen Fragen that, und die Untersuchungen auf verschiedene Arten auszudehnen, um dieselben untereinander vergleichen zu können.

Ich konnte mich hierbei von der scrupulösen Exaktheit der Beobachtungen von Wager und Dangeard und von der Zweckmässigkeit der von ihnen angewandten Methoden überzeugen. Meine Untersuchungen über die Befruchtung bei den Peronosporeen bestätigen auf breiter Basis die von jenen Autoren erhaltenen Resultate, und ich halte es für angenehme Pflicht, ihnen wegen der Zusendung ihrer werthvollen Arbeiten und wegen der wichtigen wissenschaftlichen Mittheilungen, die sie mir zukommen liessen, an dieser Stelle den herzlichsten Dank auszusprechen. Meine Untersuchungen sind vollkommener, weil sie auf eine grössere Zahl von Arten ansgedehnt worden sind und weil bei denselben verschiedene Methoden zur Anwendung kamen. Ferner beschränkte ich mich nicht bloss auf das Studium der sexuellen Erscheinungen, sondern verfolgte auch die späteren Erscheinungen von Reduction und Entwickelung des embryonalen Kerns und beobachtete die Bildung der Oospora in einer beträchtlichen Zahl von Fällen, so dass es mir hierdurch möglich wurde, neue, wie ich glaube, bis jetzt unbekannte Thatsachen aufzudecken, deren Veröffentlichung wohl nicht ohne Interesse sein wird. Vor der Beschreibung der Entwickelung der verschiedenen Geschlechtstheile und der in ihnen statthabenden Erscheinungen möchte ich die Untersuchungsmethoden andeuten, welche von mir zum Studium der Conformation und der Structur derselben zur Verwendung kamen.

Untersuchungsmethoden.

Untersuchungsmethoden wurden mehrere versucht, und einige von ihnen sind ziemlich complicirt, ergeben aber Resultate, welche reichlich für die angewendete Zeit lohnen.

Die Organe, von denen vorausgesetzt werden konnte, dass sie Oogonien enthalten, untersuchte ich zunächst rasch, um zu constatiren, ob sich die Geschlechtstheile in geeigneten Entwickelungsverhältnissen

befänden. Zu diesem Zwecke wurden kleine Stücke von inficirten Blättern einige Minuten lang in Alkohol gekocht, dann in concentrirte Salpetersäure übertragen und so lange hierin belassen, bis das Kochen, welches in der Säure, namentlich wenn sie schwach erwärmt wird, schon nach wenigen Minuten energisch wird, aufhört. Hiernach wusch ich die weiss oder gelblich gewordenen Blätter in destillirtem Wasser, kochte sie neuerdings in gewöhnlichem Alkohol und untersuchte sie dann bei schwacher Vergrösserung. Selbstverständlich war dies nur eine Probe, und die so behandelten Objecte konnten zum Studium des Protoplasmas, der Kerne u. s. w. nicht mehr gebraucht werden. Zu diesem Zwecke können die anderen Stücke der inficirten Blätter benutzt werden, welche unterdessen zweckmässig conservirt werden, nachdem man sich überzeugt hat, dass die mit Salpetersäure behandelten Probestücke Oogonien und Antheridien in der geeigneten Entwickelungsstufe enthalten.

Ich wandte diese Methode an, um Zeit zu ersparen, da es unangenehm ist, wenn ein Object, das Oogonien enthält (wovon man sich durch vorläufige Untersuchung an Schnitten oder anderen Präparaten überzeugen kann), erst lange dauernden Manipulationen unterworfen wird, und wenn man erst nach vielem Zeitverluste erfährt, dass die Oogonien in der Entwickelung zu weit vorgeschritten sind und dass die Befruchtung schon in allen abgelaufen ist. Mittelst des erwähnten Probeversuches aber können ausgedehnte Flächen der Blätter rasch untersucht werden, und man erhält sichere Auskunft über den Zustand der Oogonien in den Blättern, welche behufs weiterer Untersuchung in zweckmässiger Weise conservirt worden sind.

Nach Auswahl des Materials wird dieses in absolutem oder wenigstens in 96proc. Alkohol oder in concentrirter Pikrinsäurelösung fixirt; die besten Resultate erhielt ich jedoch mittelst Chromosmiumessigsäure in folgenden Verhältnissen:

$^1/_2$ % Chromsäure . . . . 15 ccm,
1 „ Osmiumsäure . . . . 6 „
Eisessig . . . . 1 „

ferner mittelst einer concentrirten alkoholischen Sublimatlösung.

Die Stücke bleiben in den Fixirungsflüssigkeiten — je nach der Beschaffenheit dieser — verschiedene Zeit liegen; auch ein Aufenthalt von 24 Stunden in der concentrirten alkoholischen Sublimatlösung modificirt nicht in wesentlicher Weise die Kerne der

Oogonien und die Structur des Protoplasmas. Die mit der letzteren Lösung behandelten Stücke werden vom Sublimat befreit, indem sie erst in stark concentrirter alkoholischer Jodlösung, dann in Alkohol gewaschen werden, bis letzterer ganz farblos geworden ist, und sie können dann ohne Weiteres mit dem Mikrotom geschnitten werden. Die Schnitte (nicht dicker als 5 μ) können in schwache, wässerige Hämatoxylinlösung gelegt werden, die man mit Ammoniakdämpfen in Berührung kommen lässt, aber vorsichtig, um eine Präcipitation des Hämatoxylins zu vermeiden, oder man versetzt dieselbe mit einigen kleinen Stückchen von Alaunkrystallen. Die Färbung mittelst Hämatoxylin kann auch bei den mit Chromosmiumessigsäure fixirten Stücken und nicht selten mit besseren Resultaten angewendet werden.

Diese Methode befolgte ich jedoch nur selten, da mir Serienschnitte von den Oogonien von Wichtigkeit waren, um den Zustand der inneren Theile, ihre Lage u. s. w., besser beurtheilen zu können, und da dies an einfach gehärteten Objecten nicht gut erreichbar war, so zog ich die Paraffineinbettung vor.

Als die sicherste und schnellste Methode zu diesem Zwecke erwies sich mir die von Giesbrecht empfohlene und von Vogt modificirte, und ich zog sie der Methode mit Terpentin- oder Bergamottöl vor.

Die oogonienhaltigen Organe (zumeist Blätter), die in absolutem Alkohol erhärtet wurden, lege ich in Chloroform, in ein Gefäss, das mit zugeschliffenem Glasstöpsel gut verschliessbar ist. Die Stücke bleiben auf der Oberfläche des Chloroforms. Ich giesse nun Alkohol hinein, bis dieselben vollständig bedeckt werden, nach kurzer Zeit mischen sich die beiden Flüssigkeiten, die Stücke imprägniren sich und fallen auf den Grund des Gefässes. Gewöhnlich ist die Imbibition nach 4—6 Stunden vollendet, und die Stücke werden dann in eine concentrirte Lösung von Paraffin in Chloroform oder direct in reines, bei 50° C. schmelzbares Paraffin übertragen, und von hier nach $^1/_2$—1 Stunde in ein Papierkästchen, welches geschmolzenes Paraffin enthält, wo sie in zweckmässiger Weise orientirt werden. Nachdem das Paraffin erkaltet ist, wird der Paraffinblock auf Holz oder Kork befestigt und kann dann mit dem Mikrotom geschnitten werden.

Die Schnitte werden sorgfältig in Terpentinöl von dem Paraffin befreit, dann in absoluten Alkohol gelegt, wo sie bis zum Momente der Färbung verbleiben können.

Schnitte in Serien befestigte ich in bekannter Weise auf dem Deckgläschen und entfernte dann das Paraffin; bei diesem Vorgange wurde in toto gefärbt.

Gute Resultate erhielt ich auch mittelst der Methode von Wager, die, wenngleich etwas lange dauernd, doch empfehlenswerth ist.

Die Fixirung erfolgt hierbei durch gesättigte alkoholische Lösung von Sublimat oder durch Chrom-Osmium-Essigsäure. Dann Auswaschen in Wasser und Härtung in graduirtem Alkohol u. s. w. (auf je 3—4 Stunden in 30%, 50%, 70%) und schliesslich in 90%; hierauf Färbung in toto; Einbettung in Paraffin, oder man bettet gleich ein und färbt die Schnitte. Im ersten Falle bleiben die Stücke eine halbe Stunde lang im absoluten Alkohol, dann in einer Mischung von Alkohol und Xylol, oder Alkohol und Chloroform, und werden schliesslich in Paraffin gelegt, wo sie wenigstens eine Stunde verweilen müssen. Die Färbungsmethode von Wager (welche eigentlich nur eine Modification der von Hartog vorgeschlagenen darstellt) ist ziemlich complicirt und könnte in zweckmässiger Weise abgekürzt werden. Die dabei zur Verwendung kommenden Substanzen sind:

I. Eine Mischung von 50% Alkohol (4 Volumtheile) und von Eisessig (1 Volumtheil), welcher so lange Nigrosin hinzugesetzt wird, bis sie in einem Probirröhrchen opak- oder azurblau wird.

II. Eine zweite Mischung derselben Flüssigkeiten, welcher Nigrosin in grösserer Menge hinzugesetzt wird, so dass eine schwärzliche azurblaue Färbung eintritt, die Flüssigkeit aber transparent bleibt.

III. Alkoholischer Carmin von S. Mayer.

Die Schnitte werden auf 7—8 Minuten in 50% Alkohol gelegt, welcher mit einer gewissen Quantität der ersten Nigrosinlösung versetzt wird, so dass eine leicht azurblaue Färbung entsteht, hierauf in Carmin, bis sie intensiv roth werden, sodann nach Waschung in 30% Alkohol in die erste und eventuell (falls eine sehr intensive Färbung erwünscht ist) auch in die zweite Mischung, schliesslich in 70%, dann absoluten Alkohol, Xylol, Canadabalsam.

Selbstverständlich kann man bloss durch Uebung den richtigen Grad von Färbung treffen, welcher nothwendig ist, damit die Schnitte wirklich demonstrativ seien. Die Färbung soll nie zu intensiv sein,

weil sie in diesem Falle mehr oder weniger diffus wird und natürlicher Weise die Klarheit des Präparates beeinträchtigt.

Zur einfachen Darstellung des Kernes genügt es, wenn man die Schnitte auf $^1/_4$ Stunde oder etwas mehr in die erste oder auf nur wenige Minuten in die zweite Mischung legt, oder aber (was noch bessere Resultate liefert) auf einige Stunden in eine sehr stark verdünnte Lösung von Nigrosin in Alkohol-Essigsäure. Wenn man aber die mitotischen Figuren ganz klar sehen will, dann muss grössere Vorsicht angewendet werden.

Ganz gute Resultate erhielt ich bei Objecten, die in Chrom-Osmium-Essigsäure fixirt wurden, auch beim Gebrauche der Färbemischung von Flemming (Saffranin, Gentianaviolett und Orange), welche, wie bekannt, gegenwärtig von den besten Cytologen angewendet wird[1]).

Entwickelung der Geschlechtsorgane und Befruchtung.

Sehen wir nun in welcher Weise die Entwickelung des Oogoniums und des Antheridiums in den von mir untersuchten Arten erfolgt und wie die Structur und sonstiges Verhalten der anderen Theile, welche in jenen Organen während der Bildung der Oosphäre und ihrer Umwandlung in die Oospore beobachtet werden können, sich verhält.

Die Arten, in welchen ich die Entstehung der Oogonien und Antheriden und die feineren Vorgänge der Befruchtung untersuchte, sind: *Cystopus Portulacae*, *Peronospora Ficariae*, *P. effusa*, *P. Alsinearum*, *P. parasitica*. In vielen anderen Arten konnte ich hingegen die Bildung der Oospore verfolgen, da es mir häufig gelang, auch vom Materiale von Herbarien mittelst geeigneter Methoden instructive Präparate herzustellen.

Mit der Entwickelung der Oogonien und der Antheridien bei *Cystopus* haben sich ausser De Bary auch noch andere Autoren beschäftigt. Bemerkenswerth ist namentlich die Arbeit über *Cystopus Portulacae* von Istvánffi[2]), welcher behauptet, dass die ersten Rudimente des Oogoniums an der Spitze der Fäden des Myceliums in der Form von Verdickungen auftreten. An dem Protoplasma treten sodann strahlenförmige Auswüchse hervor, welche

1) Man vergleiche zu diesem Zwecke die Arbeiten in den „Cytologische Studien aus dem Bonner Botanischen Institut von E. Strasburger. Berlin 1897".

2) Istvánffi, Ueber die Rolle der Zellkerne bei der Entwickelung der Pilze. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 1895, p. 456.

untereinander verschmelzen, so dass dasselbe ein reticuläres Aussehen erhält. Mehrere Kerne gehen in das Oogonium über und lagern sich in die Winkel der Maschen des protoplasmatischen Netzwerkes.

Dieses charakteristische Verhalten des Protoplasmas beobachtete ich auch in anderen Arten von *Cystopus* und *Peronospora*. Wenn man die rasche Austrocknung des inficirten Organs bei der Bildung der Oogonien berücksichtigt, wenn man ferner den Eigenschaften der sie beherbergenden Gewebe und ihrem Inhalte Rechnung trägt, dann muss man auch eine rasche Entwickelung des Oogoniums annehmen. Die Bedingungen, von welchen die Entwickelung dieser Bildung abhängt, wurden von mehreren Seiten studirt. Bekanntlich ist schon zu wiederholten Malen die Meinung ausgesprochen worden, dass die Oogonien und Antheridien bei den Peronosporeen im Herbste entstehen und zwar zu einer Zeit, wo die Verhältnisse der Umgebung für die Entwickelung der Conidien sich allmählich ungünstiger gestalten. Dies wurde namentlich bezüglich der *Peronospora* der Weintraube behauptet, weil die Geschlechtsorgane bei dieser Art früher und auch in letzterer Zeit häufiger in den Blättern angetroffen wurden, welche sich zum Abfallen anschicken.

Untersuchungen jedoch, die ich an diesen und anderen Arten ausführte, überzeugten mich, dass die Verhältnisse der Umgebung geringen und immer nur einen indirecten Einfluss auf die Entstehung der Oosporen haben, und dass die Entwickelung oder das Fehlen derselben in erster Linie von dem Zustande abhänge, in welchem sich das inficirte Organ befindet. Ich habe nachweisen können, dass, wenn die inficirten Blätter, Stengel und Corolle noch wohl erhalten sind, die Bildung der Oosporen ausbleibt, und dass im entgegengesetzten Falle, wenn nämlich diese Organe aus irgend einem Grunde zu welken beginnen und von einer oosporentragenden *Peronospora* inficirt sind, in denselben mit aller Wahrscheinlichkeit die Geschlechtsorgane zur Ausbildung kommen. Die schönsten Beispiele hierfür liefern *Peronospora Ficariae*, *Cystopus Bliti*, und noch andere Peronosporeen, welche sich auf Kräutern oder auf Organen dieser, die nur eine kurze Lebensdauer haben, aufhalten. In grosser Menge kommt *Peronospora Ficariae* im hiesigen botanischen Garten an *Ficaria ranunculoides* alljährlich im April vor. Kurz nach dem Erscheinen der sporentragenden Hyphen beginnen die Blätter derselben gelb zu werden, entweder in Folge der Wirkung des Parasiten oder weil die Pflanze schon verblüht ist, und constant (wenigstens in den von mir beobachteten Fällen) erfolgt die Bildung von

Oosporen, wenn die Blätter zu welken anfangen, und deshalb finden sich sehr häufig die Oosporen bei *Ficaria* im April, d. h. in einer Periode, welche sonst zur Bildung von Organen, die zu überwintern pflegen, weniger geeignet ist.

So erklärt sich auch die Entstehung ähnlicher Organe in Theilen von Pflanzen, welche kurze Lebensdauer besitzen, wie die Corollenblätter von *Amaranthus Blitum*, was dem relativen *Cystopus* zur Entwickelung von zahlreichen Oosporen Veranlassung giebt. Aus demselben Grunde kommen diese häufig in den Corollenblättern der *Knautia arvensis* von der *Peronospora violacea* vor.

Es ist mir schon bei den zahlreichen Untersuchungen, die ich behufs Studiums der Oosporen machte, aufgefallen, dass in derselben Pflanze unter gleichen Bedingungen an den kleinen Blättern häufiger Oogonien vorkommen, dass diese Pflanzen vorziehen, deren Blätter zarter sind, geringere Dimensionen haben, und ich glaube, dass dies davon abhängt, dass die Oosporen nicht zur Entwickelung kommen, wenn die sie beherbergenden Organe sich unter ungünstigen Verhältnissen befinden, sondern dann, wenn diese im Allgemeinen einer Schwäche anheimfallen und dem Untergange bestimmt sind. Aus diesem Grunde bilden sich Oosporen auch im Frühling und zwar nicht nur in Peronosporeen, welche auf Pflanzen oder Organen von kurzer Lebensdauer sich finden, sondern auch in solchen Arten, welche Pflanzen von langer Lebensdauer zu befallen pflegen und in denen ähnliche reproductive Organe sich beim Absterben der Vegetation, d. h. im Herbste zu bilden pflegen. Dies erklärt auch, dass in Fällen von starken Infectionen Oosporen auch in der *Peronospora* der Weintraube und zwar in Juni angetroffen werden können, da die energische Wirkung und Ausbreitung des Parasiten in den Blättern schwere Störungen hervorrufen, in deren Folge sie abfallen, und der Parasit, noch bevor dies eintritt, sich unter Verhältnissen befindet, die ihn zum Aufsuchen neuer, zu seiner Conservation geeigneterer Lebensbedingungen zwingen.

Diese Betrachtungen klären, wie ich glaube, in evidenter Weise eine der wichtigsten biologischen Erscheinungen, welche bei den Peronosporeen beobachtet werden kann, und die rücksichtlich der sie bestimmenden Ursachen bis jetzt nicht in richtiger Weise interpretirt worden ist.

Das Oogonium ist bei *Cystopus Portulacae* (und bei allen anderen Arten, deren Geschlechtsorgane ich studirte) nur selten eine intercalare Bildung. Es erscheint dasselbe bei jenen in der Form einer

kleinen Blase, die mit einem homogenen, stark lichtbrechenden Plasma erfüllt ist, welches allmählich von dem stark entwickelten verästigten und plasmareichen Mycelium ausgeht. Mit dem Protoplasma wandern in das Oogonium auch mehrere Kerne ein, welche eine gewisse Zeit hindurch ihre längliche und unregelmässige Form beibehalten. In gut gelungenen Präparaten konnte ich 30—40 derselben nachweisen; sie sind in dem fein genetzten Protoplasma zerstreut oder liegen häufig an den Punkten, wo die Balken des Protoplasmas zusammentreffen (Taf. IV, Fig. 1). Wenn das Oogonium seine normale Grösse erreicht hat, dann trennt es sich an der Basis mittelst eines Septums, das aus Callose besteht. In der Zwischenzeit verdichtet sich das reticuläre Protoplasma in seinen centralen Theilen, so dass seine Structur schwerer erkennbar wird, an der Peripherie hingegen erscheint es transparenter. Wir haben nun die Scheidung in Periplasma und Oosphaera; letztere jedoch ist noch nicht vollständig ausgebildet, ihre Kerne sind sphäroidal oder etwas ovoidal geworden und bereiten sich zur Theilung vor. Die Kerne des Myceliums (namentlich diejenigen, welche weit entfernt von den Enden des im Wachsthum begriffenen Myceliums liegen und die deshalb im vollständigen Ruhestadium sich befinden) unterscheiden sich zuweilen in ihrem Aussehen von denjenigen des Oogoniums. Auch Wager hat in den Hyphen der *Peronospora parasitica* bläschenartige Kerne beobachtet, welche eine beträchtliche Menge von Chromatin enthalten, das peripherisch in Form eines continuirlichen oder unterbrochenen Ringes, oder in der Form von Körnchen angeordnet ist; auch ganz homogene Kerne hat dieser Autor nachweisen können. Dieses verschiedene Verhalten rührt wohl daher, dass die Kerne in den Hyphen sich in vollkommenem Ruhezustande befinden, während diejenigen, welche in das Oogonium eintreten, sich rasch zur Theilung anschicken, ohne dass sie die letzten Stadien der Anaphase erreichen würden.

Alle Untersuchungen, die ich anstellte, um in dem Mycelium zweierlei Arten von Kernen (somatische und sexuelle) nachzuweisen, ergaben nur negative Resultate. Auch konnte ich gar keine Unterschiede zwischen den Kernen des Myceliums und denen der Conidien constatiren im Gegensatze zu Wager[1]), nach welchem die Conidien bei *Peronospora parasitica* Kerne enthalten sollen, welche in ihrer Structur von denen der anderen Theile des Pilzes

---

1) **Wager**, Observ. on the Struct. of the nuclei in *Peronospora parasitica*, p. 144.

abweichen. Wenn man ausserdem erwägt, dass auch in der von Wager untersuchten Art aus den Conidien sich oogonientragende Mycelien entwickeln können, dann muss nothwendiger Weise die Hypothese, dass die Kerne des Conidiums von den im Oogonium enthaltenen Kernen sich unterscheiden müssen, fallen gelassen werden. Ueber die Kerne der Conidienträger und der Conidien bei den Peronosporeen gedenke ich übrigens späterhin die eventuellen Resultate der Untersuchungen, mit denen ich mich gegenwärtig beschäftige, mitzutheilen. Die Kerne, welche aus dem Mycelium in das Oogonium wandern, theilen sich, sobald sie die sphäroide oder elliptische Form angenommen haben, und die Theilung, welche ich in ihren Einzelheiten weiter unten noch beschreiben werde, wiederholt sich mehrere Male, so dass im Innern des Oogoniums vor der Befruchtung viele Kerne angetroffen werden können; an gut gelungenen Serienschnitten sieht man deren zuweilen mehr als 200. Die Theilung der Kerne beginnt nach der Bildung des Septums an der Basis, und das Oogonium erreicht während dieses Vorganges das Maximum seiner Grösse. Ihre Wand bleibt bei der in Rede stehenden Art und auch bei anderen Arten zart oder verdickt sich nur wenig; in anderen hingegen erfolgt dies in geringem Maasse schon in dieser Periode, und die Verdickung der Wand nimmt dann von Tag zu Tag immer mehr zu. Die Bildung einer grossen Zahl von Kernen bei den Peronosporeen ist eine bekannte Thatsache. Dangeard[1]) meint, dass der grössere Theil dieser Kerne eine rein vegetative Function ausübe, dass nämlich ihre Substanz zur Bildung des Exo- und Endosporiums verwendet werde. Es kann jedoch nicht bezweifelt werden, dass die Kerntheilung bei jenen Pilzen auch mit der Zunahme der Dimensionen des Oogoniums in Beziehung stehe.

In anderen, den Peronosporeen ziemlich nahe stehenden Pilzen, den Entomophthoreen, ist die Oospore (Zygospore) gleichfalls das Product eines Geschlechtsactes, sie enthält jedoch, wie einige Autoren behaupten, nur zwei Kerne, einen männlichen und einen weiblichen, während bei den Saprolegnieen, deren Thallus wie bei den Peronosporeen ungetheilt ist, das Oogonium und Antheridium mehrere Kerne enthalten.

Sehen wir nun, wie die Theilung der Kerne des Oogoniums bei *Cystopus Portulacae* erfolgt. Ich werde sie bloss bei dieser

1) Dangeard, Recherches sexual. champ., p. 231. (In „Botaniste" 1893).

Species beschreiben, da die anderen gar keine Unterschiede aufweisen.

Der Kern zeigt vor der Theilung deutlich eine Membran, Kernkörperchen, und zwischen diesen Chromatin, das fast homogen aussieht. Das Kernkörperchen verschwindet während der Prophase, das Chromatin wird körnig, die Chromosomen werden sichtbar und nehmen die Form sehr kurzer, fast körnchenartiger Stäbchen an, welche in einer blass gefärbten, homogenen Substanz liegen. Die Aequatorialplatte, welche sie in der Prophase bilden, ist sehr deutlich, ihre Zahl kann jedoch auch in diesem Stadium nicht deutlich nachgewiesen werden, und zwar auch wenn der in Theilung begriffene Kern vom Pole aus beobachtet wird. Jedenfalls ist die Aequatorialplatte das geeignetste Stadium, um die Zahl der Chromosomen zählen zu können, und ich konnte nie weniger als 12 und nie mehr als 16 derselben nachweisen. Auch die Kernspindel ist gut sichtbar und sie wird mit aller Wahrscheinlichkeit vom Kernkörperchen gebildet, da dieses während der Theilung spurlos verschwindet. Polstrahlung und Centrosphären konnte ich selbst in den besten Präparaten nicht nachweisen. Wie übrigens bekannt ist, wurden die Centrosphären auch bei anderen Arten vermisst, und auch die Polstrahlung konnte bei *Oedogonium*[1]), *Vaucheria*, *Sphaerotheca*, *Erysiphe*, *Saprolegnia* und *Basidiobolus* von verschiedenen Autoren weder in den somatischen noch in den Geschlechtskernen nachgewiesen werden.

Nach der Ausbildung der Aequatorialplatte wird die Kernmembran immer undeutlicher. Eine Längstheilung der Chromosomen konnte ich nicht beobachten; sie hat überhaupt nicht oft bei Pilzen und Algen constatirt werden können, und bloss ein sicherer Fall einer Längstheilung ist von Strasburger in seiner jüngsten Arbeit über die Befruchtung bei *Fucus*[2]) beschrieben worden. Das Verschwinden der Kernmembran bezeichnet das Ende der Prophase, da der Kern bald danach in das Stadium der Metaphase übertritt. Die Aequatorialplatte erfährt eine Quertheilung, die Chromosomen spalten sich in zwei Hälften, welche sich dem am

1) S. Klebahn, Studien über Zygoten II. Die Befruchtung von *Oedogonium*. — Oltmanns, Ueber Entwickelung d. Sexualorgane bei *Vaucheria*. — Harper, Ueber das Verhalten d. Kerne bei der Fruchtentwickelung einiger Ascomyceten. — Trow, The Karyology of *Saprolegnia*. — Fairchild, Ueber Kerntheilung und Befruchtung bei *Basidiobolus ranarum*.

2) Strasburger, Kerntheilung und Befruchtung bei *Fucus*, p. 213.

nächsten gelegenen Pole nähern. Die auf diese Weise entstandenen zwei Kerne theilen sich gleich wieder oder gehen, je nach dem Alter des Oogoniums, in das Stadium der Anaphase über. Eine mitotische Theilung, wie die soeben beschriebene, wurde in mehreren Thallophyten beobachtet, und ich erachte es für überflüssig, hier alle jene Arbeiten (s. Literaturverzeichniss am Ende dieser Arbeit) anzuführen, die sich auf diese Frage beziehen und die von mir consultirt worden sind.

Nur auf die Untersuchungen von Wager möchte ich in specieller Weise hinweisen, weil aus ihnen in evidenter Weise die Thatsache hervorgeht, dass auch bei *Cystopus candidus* eine indirecte Theilung der Kerne des Oogoniums stattfindet. Diese Untersuchungen, im Zusammenhalte mit meinen eigenen Beobachtungen bei mehreren anderen Peronosporeen, beweisen, dass der angegebene Theilungsmodus als normal bei der in Rede stehenden Familie von Pilzen angesehen werden kann.

Die Kerne, welche aus dem Mycelium in das Oogonium wanderten, vermehren sich beträchtlich an Zahl in Folge der wiederholten Theilungen, wie ich schon früher angab und gehen zur Peripherie des Gonoplasmas, das in der Zwischenzeit sich innerhalb des Cytoplasmas des Oogoniums gut differenzirt hat.

An den zahlreichen Präparaten, die ich von Oogonien in verschiedenen Entwickelungsstadien anfertigte, konnte ich im Cytoplasma derselben ausser dem schon bekannten und oben erwähnten Peri- und Gonoplasma keine sonstige Differenzirung nachweisen. Die Structur dieser Theile bietet ausser einem vacuolisirten Aussehen nichts Eigenthümliches. Wichtig ist die von Wager, Dangeard und von mir constatirte Thatsache, dass in der Gonosphäre bloss ein einziger Kern[1]) zurückbleibt, während alle anderen nach deren Peripherie wandern und im Periplasma eingebettet bleiben, das durch Trabekel an mehreren Punkten an die Wand des Oogoniums angeheftet ist. Das Cytoplasma, welches den in der Gonosphäre zurückgebliebenen Kern umgiebt, ist dicht und sehr fein gekörnt. Die Grenze zwischen Gonosphäre und Periplasma erscheint in dieser Periode nicht gut markirt (Taf. IV, Fig. 2 und

1) Eine Folge dieses Factums ist, dass ein jedes Oogonium bloss eine Oospore enthält. Nur in einem einzigen Falle konnte ich bei *Peronospora conglomerata* in einem Oogonium zwei fast reife Oosporen erkennen, und da ich Tausende von Oogonien in sehr zahlreichen Peronosporeen untersuchte, so muss diese Erscheinung thatsächlich als eine sehr seltene und aussergewöhnliche angesehen werden.

Taf. V, Fig. 1), und nur der peripherische Theil des Cytoplasma nimmt allmählich an Dicke zu (Taf. IV, Fig. 3 und Taf. V, Fig. 2, 5, 6). Ich suchte durch Anwendung der geeignetsten Methoden der mikroskopischen Technik nachzuweisen, ob Unterschiede zwischen den in das Periplasma gewanderten Kernen und dem in der Oosphäre zurückgebliebenen Kerne beständen; meine Untersuchungen fielen jedoch negativ aus. Der Kern der Gonosphäre muss wohl als Eikern angesehen werden, und er zeigt dieselben Dimensionen, Form, Structur und dasselbe Verhalten Reagentien gegenüber wie die vegetativen Kerne.

Wie entsteht das Antheridium und der Spermakern? Nachdem die Differenzirung des Oogoniums des Thallus erfolgt ist, bildet sich die antheridiale Papille auf demselben oogoniumtragenden Faden und gewöhnlich in nicht sehr grosser Entfernung vom Basalseptum des Oogoniums.

Variationen dieser Entwickelungsweise kommen vor, aber nur selten. So z. B. kann das Antheridium an einem Faden entstehen, der dem oogoniumtragenden Faden sehr nahe steht; noch seltener und ganz abnorm ist das Auftreten von zwei oder mehreren Antheridien. Das Antheridium erhält nach kurzer Zeit eine längliche Form, wird keulenförmig oder bleibt cylindrisch und legt sich dem Oogonium an (Taf. IV, Fig. 2 und Taf. V, Fig. 1). Es scheint mir (im Gegensatze zu De Bary), dass es auf die Wand keinen Druck ausübe, aber doch einigermassen resistent sei, weil es längs der Wand gekrümmt ist und sich oft durch Druck auf die Gewebe der Wirthspflanze entwickelt. Es folgt hieraus, dass die Wand des Oogoniums (welche in dieser Periode immer zart und nur wenig resistent ist) in ihrer freien Entwickelung dort, wo sie mit dem Antheridium in Berührung steht, behindert wird; sie bleibt an jener Stelle flach oder wird nur wenig eingebuchtet, wie an Querschnitten des Antheridiums und Oogoniums beobachtet werden kann. Ersteres kommt auf diese Weise der Oosphäre näher zu liegen und diese kann somit vom Befruchtungsschlauche auf kürzerem Wege erreicht werden. Letzterer hat jedoch nicht immer einen geraden Verlauf, sondern neigt sich zuweilen schief gleich nach dem Eintritte in's Oogonium (Taf. IV, Fig. 5 u. 6), verläuft eine Strecke lang auf der Oosphäre und dringt zuletzt in dieselbe ein.

Bezüglich des Befruchtungsschlauches möchte ich bemerken, dass er fast überall nur wenig oder gar nicht genau dargestellt wird. Abgesehen von den Zeichnungen Wager's, De Bary's und

weniger anderer Autoren sind die Figuren, mit denen andere Forscher den Geschlechtsact bei Peronosporeen darstellen, nur wenig naturgetreu. Auch in Handbüchern begegnet man oft einer Figur, welche die Entstehung und Keimung der Oospore bei *Cystopus candidus* darstellt und von De Bary herrührt, der sie in seiner mehrfach erwähnten Arbeit über die Entwickelung einiger parasitärer Pilze zuerst publicirte. Der Befruchtungsschlauch nun ist auch in dieser Figur schematisch und nicht naturgetreu abgebildet. Es ist dieses Organ in allen Arten, in denen es nachgewiesen werden konnte, relativ dick, so dass es den Durchtritt eines Kernes gestattet. Ich verfolgte seine Entwickelung in mehreren Arten und fand, dass es aus einer konisch geformten Papille besteht, welche nach Durchbohrung der Wand des Oogoniums sich in das Innere dieses letzteren verlängert, es krümmt sich zuweilen ein wenig, so dass es sinuös wird, erreicht dann die Oosphäre und dringt schliesslich in diese ein. Hier vergrössert es sich bei gleichzeitiger Verdünnung der Wandung, namentlich an der Spitze, platzt schliesslich (oder quillt auf?) und entleert sich in die Oosphäre (Taf. IV, Fig. 2—3 und Taf. V, Fig. 1).

Das Cytoplasma des Antheridiums ist fein granulirt, vacuolenhaltig und enthält nur wenig Kerne (10—12), die aus dem Mycelium herkommen und in ihrer Structur und Dimensionen sich von denen des Oogoniums nicht unterscheiden. Theilungserscheinungen konnte ich an denselben nicht wahrnehmen, so dass ich eine directe Abstammung derselben vom Mycelium annehmen muss. Die Zahl der Chromosomen in jedem einzelnen Kerne kann in diesem Stadium nicht leicht festgestellt werden und bloss in späteren Perioden ist dies möglich.

In den allmählich länger werdenden Befruchtungsschlauch drängt sich ein Theil des Cytoplasmas des Antheridiums vor, der einen Kern enthält. Dieser unterscheidet sich gar nicht von denjenigen Kernen, welche im Antheridium verbleiben (Taf. IV, Fig. 2) und von denen des Oogoniums. Es gelang mir nicht, jene besonderen Eigenthümlichkeiten der weiblichen und männlichen Geschlechtskerne zu sehen, welche auch von Schottlaender[1]) in den Geschlechtskernen einiger Kryptogamen nachgewiesen wurden, und die durch das verschiedene Verhalten beider bei Anwendung bestimmter Färbungsflüssigkeiten hervortreten sollen.

1) Schottlaender, Cohn's Beiträge 1893 und in Mem. Congr. Intern. Soc. Bot. ital. Genova 1892.

Nach dem Platzen des Endes des Befruchtungsschlauches findet man das Cytoplasma und den Kern desselben im Cytoplasma der Oosphäre. Es erfolgt nun bald eine Contraction des Befruchtungsschlauches und jener Theil desselben, welcher in der Oosphäre liegt, verschwindet allmählich und hinterlässt eine kleine Höhle (Taf. IV, Fig. 3), der andere Theil desselben hingegen, der zwischen der Oosphäre und der Wand des Oogoniums liegt, kann sich eine längere oder kürzere Zeit hindurch erhalten; nicht selten ist er auch noch im vollständigen Reifestadium des Oogoniums sichtbar und zeigt zuweilen eine gelbbraune Färbung.

Wager behauptet, dass bei *Cystopus candidus* der Befruchtungsschlauch dem weiblichen Geschlechtskerne sehr nahe kommt, und dass der Spermakern deshalb leicht mit jenem in Berührung kommt.

Ich habe dies jedoch nicht immer in den von mir untersuchten Arten nachweisen können, ja ich fand zuweilen, dass der Spermakern vom weiblichen Geschlechtskerne einigermassen entfernt war, und die Annäherung zwischen beiden durch eine Wanderung des ersteren gegen den weiblichen Geschlechtskern, durch das Cytoplasma des Oogoniums hindurch, erfolgte.

Der Spermakern ist etwas kleiner als der der Oosphäre, er nimmt jedoch allmählich an Grösse zu und erreicht fast die Dimensionen des letzteren, obwohl dieser gleichfalls an Grösse zugenommen hat. Ein sehr fein gekörntes, dichtes und lichtbrechendes Protoplasma umgiebt beide nebeneinander liegenden Kerne (Taf. IV, Fig. 3 und Taf. V, Fig. 2). Auch die Chromosomen werden gut sichtbar, und ich konnte auch im Spermakern 12—16 derselben nachweisen; die Kernmembran verschwindet allmählich und es beginnt die Verschmelzung der beiden Kerne (Taf. V, Fig. 5—6). Die Zeit, welche zum Zustandekommen dieses Vorganges nothwendig ist, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen, da während dieser Periode in der Structur des Oogoniums und der Oosphäre keine Modificationen auftreten, welche Anhaltspunkte hierzu bieten könnten; aus der Häufigkeit der Fälle jedoch, in denen ich eine Verschmelzung der beiden Kerne antraf, kann geschlossen werden, dass zu ihrem Zustandekommen eine längere Zeit nothwendig ist.

Es geht mit Sicherheit aus meinen Untersuchungen hervor, dass der embryonale Kern aus einer Zahl von Chromosomen zusammengesetzt ist, die um die Hälfte grösser ist als die Zahl der Chromosomen, welche in einem jeden der beiden Geschlechtskerne,

die ihn zusammensetzen, nachweisbar ist, und dass dieselben vor der Befruchtung gar keine Reduction zeigen.

Auch Wager schien die Zahl der Chromosomen im embryonalen Keime verdoppelt zu sein, denn er sagt: „The nucleus then divides, and although I have not been able to observe the details satisfactorily, it appears to follow the normal course of karyokinesis. The number of chromosomes present in the equatorial plate before division appears to be considerably in excess of the number observed in the nuclei of the oogonium, but it is very difficult to make sure. By counting as carefully as possible twenty to twenty — four or even more appear to be present, and the impression is produced that the number is certainly much longer than that observed in the oogonium.“

Wager constatirte die Thatsache, dass der embryonale Kern sich einige Male theilt und dass in der reifen Oospore 32 Kerne anzutreffen sind; er ging aber nicht über diese Beobachtung hinaus. Ich habe nun versucht, auch die noch dunkle, aber sehr wichtige Frage in der Biologie der Peronosporeen, d. h. die Bildung von normalen, vegetativen Kernen zu lösen.

Es wurde von sehr genauen Beobachtern festgestellt, dass in den Organismen, welche auf geschlechtlichem Wege sich reproduciren, eine periodische Reduction der Chromosomen stattfindet, schwierig ist jedoch, wie schon Strasburger[1]) sagte, das Zustandekommen der sexuellen Differenzirung zu erklären, d. h. die Nothwendigkeit der Ausbildung bestimmter sexueller Elemente (die sich unabhängig entwickeln) durch eine vorhergehende Reduction der Zahl der Chromosomen, denn man müsste, wenn dies stattfände, eine sexuelle Differenziation zu einer Zeit annehmen, wo sie noch nicht zu Stande gekommen ist. Im Gegentheile kann vorausgesetzt werden, dass durch die Verdoppelung der Zahl der Chromosomen während des Geschlechtsactes Bedingungen geschaffen werden, welche die Nothwendigkeit einer Reduction der Chromosomen auf die Normalzahl herbeiführen.

Dies kann nun in verschiedenen Perioden des Lebens erfolgen; in gewissen Fällen unmittelbar nach der Befruchtung, in anderen am Ende der Generation u. s. w. Bei den Peronosporeen tritt die Reduction in einer bestimmten Periode nach wiederholten Theilungen des embryonalen Kerns ein.

1) Strasburger, Ueber Befruchtung. (Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, 1897.)

Die 32 Kerne, welche Wager in den reifen Oosporen von *Cystopus candidus* beobachtet hatte und welche ich in den Oosporen von *C. Portulacae*, ferner bei *Peronospora Ficariae*, *P. parasitica* u. s. w. constatiren konnte, besitzen eine Anzahl von Chromosomen, welche doppelt so gross ist als die der Kerne des Myceliums und anderer Theile; sie gehen sammt der Oospore in den Ruhezustand über und theilen sich erst im nächsten Frühling.

Wager konnte die Keimung der Oosporen von *Cystopus candidus* nicht verfolgen. Mir gelang dies an *Cystopus Portulacae* zu beobachten. Blätter von *Portulaca oleracea*, die mit Oogonien erfüllt waren, liess ich an Ort und Stelle liegen, wo sie gefallen waren und schützte sie bloss mit einer dünnen Lage von Stroh oder reifem Mist gegen die Einflüsse der harten Jahreszeit. Im Frühling wurden sie dann vorsichtig gesammelt, in die feuchte Kammer gelegt und täglich mit Wasser befeuchtet. Das Gewebe der Blätter ging hier rasch zu Grunde und die Oosporen fingen, nachdem die Temperatur im Thermostaten in geeigneter Weise erhöht wurde, zu keimen an. Ich erhielt leicht eine beträchtliche Quantität von Zoosporen, die dann in destillirtem Wasser zur Keimung gebracht wurden.

Nur schwierig gelang es mir, keimende Oosporen zu sammeln, doch erreichte ich schliesslich auch diesen Zweck und zwar in folgender Weise: nachdem die mit Oosporen erfüllten Blätter von *Portulaca* fast ganz zerfallen waren und die Temperatur im Thermostaten 1—2 Tage hindurch 18—22° C. zeigte, wurden sie gesammelt, mit aller Vorsicht in Chromosmiumessigsäure gelegt und nach Waschung in Paraffin eingebettet. Die Schnitte wurden nach den Angaben von Flemming gefärbt. Ich konnte an ihnen die verschiedenen Phasen der mitotischen Theilung der Kerne der Oosporen nachweisen, und obzwar es mir nicht gelang, auch die ersten Stadien der Prophase zu sehen, so konnte ich doch in einigen gut gelungenen Präparaten Kernplatten constatiren, die Chromosomen in einer Anzahl enthielten, welche wenigstens scheinbar derjenigen Zahl entsprach, die man im gleichen Stadium in den Kernen des Oogoniums anzutreffen pflegt.

Es erfolgt darnach in evidenter Weise eine Reduction der Zahl der Chromosomen in den 32 Kernen, welche aus dem embryonalen Kerne hervorgehen.

Diese Thatsache scheint mir, obzwar ich nur über wenige Beobachtungen verfüge, sicher gestellt zu sein, und ich glaube, dass sie nicht ohne Interesse sei, weil sie ein besonderes Verhalten des

embryonalen Kernes bedeutet und (soweit es mir bekannt ist) bisher bei Pilzen nicht beobachtet worden ist.

Auf jeden Fall geht soviel mit Sicherheit aus diesen Untersuchungen hervor, dass auch hier eine Reduction der Zahl der Chromosomen stattfindet.

In der Oospore, welche sich zur Keimung anschickt, theilt sich das Cytoplasma nach der Resorption von Wasser und nachdem es die zahlreichen Tropfen von öligem Aussehen, die in demselben enthalten waren, verloren hat und homogen geworden ist, in zahlreiche Theile. In einen jeden dieser letzteren geht ein Kern über und alle (mehr als 100) treten schliesslich aus in Folge des Platzens des Exo- und Endosporiums und bilden ebenso viele Zoosporen, wie es ja schon aus früheren mehrfach bestätigten Untersuchungen bekannt ist.

Es wurde von mehreren Autoren festgestellt, dass die Keimung der Oosporen nicht immer durch Zoosporen erfolgt, sondern auch auf anderem Wege stattfinden kann und dass Unterschiede in dieser Beziehung nicht nur von Gattung zu Gattung, sondern auch je nach den Arten vorkommen, ja dass selbst an einer und derselben Art die Oosporen in der Keimungsweise nicht gleich sind. Ich selbst habe das Verhalten der Kerne der Oosporen, die durch einen Schlauch keimen, nicht bestimmen können, da mir kein genügendes Material zur Verfügung stand; der Umstand jedoch, dass die Keimung in einer und derselben Art Modificationen zeigt, spricht zu Gunsten der Hypothese, dass die Reduction der Zahl der Chromosome in allen Arten in derselben Weise wie bei *Cystopus Portulacae* erfolgt.

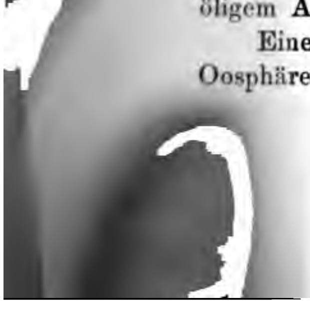
Entwickelung der Wandung des Oogoniums und der Oospore.

Wie verhält sich nun das Oogonium und die Oosphäre in den Perioden, welche der Befruchtung folgen?

Das Verhalten und die Bedeutung der Kerne haben wir schon besprochen.

Die Antheridien legen sich nach der Befruchtung oft eng an die Wandung des Oogoniums an und verdicken sich nicht selten bei Vergrösserung derselben und nehmen sammt der Wandung eine gelbliche Färbung an. Das Cytoplasma verschwindet allmählich fast ganz, ebenso die Kerne und es bleiben nur wenige Tropfen von öligem Ansehen, hie und da zerstreut, zurück.

Einer genaueren Würdigung muss das Oogonium und die Oosphäre unterzogen werden.



Die Wandung des ersteren ist vor der Befruchtung aus Callose und Cellulose zusammengesetzt; nach der Befruchtung theilt sie sich jedoch oft in zwei Membranen, in eine äussere, welche in grosser Quantität Callose enthält, und in eine innere, welche fast ganz aus Cellulose besteht. Die von Mangin vorgeschlagenen Reactionen zur Erkennung der Callose eignen sich vorzüglich zur Darstellung der beiden Schichten. In nicht wenigen Peronosporeen bleibt die Wandung des Oogoniums zart und farblos (*Cystopus, Peronospora Ficariae, P. candida, P. Lamii, P. Holostei, P. Chrysosplenii, P. Viciae, P. Myosotidis, P. effusa, P. Arthuri, P. Lophanti, P. Valerianellae, P. grisea, P. Alsinearum, P. Chlorae* etc. etc.; Taf. VII, Fig. 1—6), in anderen hingegen verdickt sie sich mehr oder weniger (*Peronospora parasitica, P. Corydalis, P. Urticae, P. conglomerata, P. Linariae, P. Antirrhini, P. affinis, P. Phyteumatis, P. Euphorbiae, P. megasperma* etc., *Sclerospora* und *Plasmopara*; Taf. VI, Fig. 1—6).

Die Verdickung der Wand des Oogoniums beginnt gewöhnlich, nachdem die Befruchtung erfolgt ist. In einigen Arten, in welchen die Oogonien nach Maceration in der Schultze'schen Flüssigkeit frei wurden oder in welchen die oogoniumtragenden Organe direct in 95% Alkohol gekocht, dann in einer concentrirten Lösung von Salpetersäure bis zum Aufhören des Kochens gehalten, nochmals in Alkohol gekocht und schliesslich zerzupft wurden, konnte ich, bei Ausübung eines Druckes eine Schwellung und Dehnung der Oogonien selbst nachweisen (bei Untersuchung in Glycerin oder in Wasser), und die Wandung derselben zeigte die gewöhnliche Dicke.

Vor der Beschreibung der weiteren Entwickelung der Oosphäre möchte ich einige Studien erwähnen, die von anderer Seite gemacht wurden und Beziehungen zu meinen Beobachtungen zu haben scheinen.

Aus den Untersuchungen von Strasburger[1]) geht hervor, dass die Makrosporen und Mikrosporen einiger Hydropterideen (*Azolla, Salvinia* u. s. w.) ein eigenthümliches Indument besitzen, welches durch Differenzirung eines besonderen Periplasma entsteht, das durch Quellung der Tapetenzellen sich bildet. Es wurde dasselbe von Strasburger als Perinie bezeichnet. Ohne auf die Besonderheiten einzugehen, welche in genannten Pflanzen beobachtet werden können, möchte ich nur mit Bezug auf die Untersuchungen jenes Autors hier die Frage aufstellen, ob das sogenannte Exo-

1) Strasburger, Histologische Beiträge. II. Heft: Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute. Jena 1889.

sporium der Peronosporeen nicht als ein dem Perinium der I
dophyten analoges und homologes Organ betrachtet werden kö
Aus dem Vergleich der Charaktere, die bei der von mir u
suchten Familie beobachtet werden können, mit den Ang
Strasburger's über Entwickelung und Charaktere der Pe
scheint es mir, dass das Exosporium mit Bezug auf seine
wickelung und biologische Bedeutung nicht anders als in de
gedeuteten Weise interpretirt werden könne. Da nun in der
niumtragenden Pteridophyte ausser dem Endosporium auch
deutliches Exosporium vorhanden ist, da ferner die Exine und I
in der Wirklichkeit der Spore angehören, da sie sich aus
Cytoplasma entwickeln, welches dieselbe nachträglich bildet, wäh
die Perinie aus dem Periplasma hervorgeht, so glaube ich, das
Exosporium der Peronosporeen nicht anders als Perinie ge
werden könne (mit welchem Namen ich dasselbe von nun a
zeichnen will), dass das Endosporium hingegen der Exine entsp
und dass schliesslich ein wahres Intinium nicht vorhanden sei.

Die Untersuchungen, welche ich bei Saprolegnieen anst
um die in Rede stehende Frage bei dieser Familie zu lösen,
noch nicht genügend, um ein definitives Urtheil abgeben zu kö
und auch die in der Literatur vorhandenen Angaben sind, so
ich weiss, in dieser Beziehung noch lückenhaft. In an
Familien (Mucoreen, Entomophthoreen u. s. w.) fehlt
wirkliche Perinie, während das Exosporium und Endosporium,
in vielen anderen Schwämmen, sehr gut ausgebildet sind.

Nach der Befruchtung verdichtet sich die Oosphäre an
Peripherie, das Cytoplasma erscheint dann daselbst fein gran
ohne Vacuolen, und wandelt sich allmählich in die Exine um.
Art und Weise, wie dies stattfindet, habe ich nicht festst
können; ebensowenig konnte ich jene besonderen Vorgänge, w
nach der Meinung verschiedener Autoren bei der Bildung
beim Wachsthum der Zellmembrane vorkommen sollen, nachw
Selbst bei Anwendung der stärksten Systeme und geeig
Reagentien gelang es mir nicht die Dermatosomen zu sehen,
welchen nach Wiesner[1]) die Zellmembran zusammengesetzt
Es muss jedoch bemerkt werden, dass auch dieser Autor, de
Dermatosomen in den Holzfasern, ferner in verschiedenen P
chymen etc. constatiren konnte, dieselben in den Hyphen der

1) Wiesner, Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Su

nicht nachzuweisen vermochte, und es ist deshalb nicht zu verwundern, wenn auch das Exin der Peronosporeen sich in ähnlicher Weise verhält.

Die Entwickelung des Exins konnte ich in mehreren Arten verfolgen. Es ist dasselbe im Beginne zart, von unregelmässigen Contouren, verdickt sich aber bald, und nimmt eine regelmässige sphäroide Form an; es bleibt farblos, bewahrt eine gleichmässige Dicke, und erscheint deshalb im optischen Schnitte als ein mehr oder weniger dicker, sehr regelmässiger und stark lichtbrechender Ring. Nur in einigen *Cystopus*-Arten *(C. candidus, C. Tragopogonis)* zeigt es eine wellenförmige Beschaffenheit auf der inneren Oberfläche, was, wenigstens bei *C. Tragopogonis*, auch schon von Magnus[1]) beobachtet wurde.

Das Periplasma ist, je nach den verschiedenen Arten, mehr oder weniger ausgebildet; es hängt mit der inneren Oberfläche des Oogoniums durch einen zarten Ueberzug zusammen, von welchem zahlreiche Balken zur Oosphäre gehen. In den Oogonien, in welchen das Plasma sich von der Wandung in Folge der Einwirkung von absolutem Alkohol trennte, konnte ich selbst bei Anwendung von starken Vergrösserungen nicht jene sehr feinen Zähnelungen nachweisen, welche von anderen Autoren in den Wandungen verschiedener Zellen, die sich centripetal verdicken, beobachtet worden sind.

Die Untersuchungen nach dieser Richtung hin machte ich selbstverständlich an denjenigen Arten, bei welchen eine Verdickung der Wandung einzutreten pflegt, wie namentlich bei *Peronospora parasitica,* die ich in allen Stadien antreffen konnte. Derartige Beobachtungen können übrigens auch an von Herbarien herstammendem und zweckmässig präparirtem Materiale gemacht werden, da die oogoniumtragenden Organe nicht selten Oogonien in verschiedenen Entwickelungsstadien enthalten, und so war es mir möglich, diese Frage bei fast allen bekannten oogoniumhaltigen Peronosporeen zu studiren.

Ueber das Dickenwachsthum der Wandung des Oogoniums kann ich — wenigstens jetzt — nichts Bestimmtes aussagen, da es mir nicht gelang die Mikrosomen deutlich nachzuweisen. Da jedoch jene Wandung zum grossen Theile aus Callose zusammengesetzt ist, muss angenommen werden, dass diese sich aus dem

1) Magnus, Ueber die Membran der Oosporen von *Cystopus Tragopogonis.*

Cytoplasma entwickelt hat. Ueber die chemische Natur der Zellwandung der Schwämme sind übrigens die Autoren noch uneinig, denn die Einen (z. B. Mangin) nehmen die Existenz der Cellulose an, Andere leugnen sie, und wieder Andere (z. B. Gilson) meinen, dass dieselbe im Wesentlichen aus einer besonderen stickstoffhaltigen Substanz (Mycosin) oder aus Mycoproteïn (wenigstens bei einigen Bakterien, wie Nencki meint) zusammengesetzt sei.

Nicht uninteressant ist die Thatsache, welche ich zu wiederholten Malen constatiren konnte, dass in den Fällen, in welchen eine Verdickung der Wandung des Oogoniums stattfindet, sich keine Perinie mehr bildet, wahrscheinlich, weil das Periplasma, aus dem sich dieselbe entwickelt, im Laufe jenes Processes verbraucht wird. Viel klarer ist der ganze Vorgang bei *Sclerospora* zu verfolgen, wo sich das Epiplasma oft auf wenige Granulationen reducirt, die in dem engen Raume zwischen dem stark verdickten Oogonium und der Oospore liegen (Taf. VI, Fig. 1).

Die Perinie wurde in allen Arten beschrieben, aber in Wirklichkeit nur in einigen derselben untersucht. Deutlicher als sonstwo ist sie bei *Cystopus* und bei einigen Peronosporeen zu finden. De Bary[1]) schildert sie folgendermassen: A l'époque de la maturité, l'épispore est une membrane peu épaisse, mais très-résistante colorée en brun jaunâtre et finement ponctuée. La surface en est presque toujours munie de verrues brunâtres, grosses et obtuses, tantôt isolées tantôt confluentes entre elles, pour former des crêtes irrégulières. Les verrues sont composées de cellulose, que les reactifs connus colorent en bleu foncé, tandis que la membrane qui les porte, conserve sa couleur primitive. L'une des verrues, plus grande que les autres, et reconnaissable à sa forme cylindroide, constitue toujours une sorte de gaîne épaisse autour du tube fécondateur.

In einigen Peronosporeen (*P. Viciae*, *P. Myosotidis*, *P. Alsinearum*, *P. Chlorae* etc.) ist die Perinie netzförmig, und die Maschen derselben sind mehr oder weniger gross, wie dies deutlich aus den Figuren meiner Monographie (Icones Fungorum ad usum Sylloges Saccardianae adcommodatae *Peronosporaceae*) hervorgeht. Die Structur der Perinie ist nicht absolut constant in allen Arten, und zwar können in einigen zuweilen bemerkenswerthe Modificationen vorkommen. Magnus[2]) beschrieb genau die Structur der Perinial-

1) De Bary, Devel., l. c., p. 18.

2) ——, Ueber die Membran etc., l. c.

membran bei *Cystopus Tragopogonis*, und ich kann die Angaben dieses Autors bestätigen. An der Oberfläche sind, wie er sagt, nicht nur mehr oder weniger scharf zugespitzte Papillen oder Tuberkel vorhanden, sondern auch ein dichtes Netz von hervorragenden Leisten, und an den Winkeln dieser oder besser den Maschen, welche dieselben bilden, und am Grunde derselben sind gleichfalls Tuberkel oder Papillen sichtbar.

Bei *Cystopus candidus* hingegen bilden die Verdickungsstreifen kein Netz, sondern sind isolirt, gerade oder gebogen, mehr oder weniger lang, zuweilen sind sie auf einfache Tuberkel reducirt, andere Male zeigen sie Ramificationen. Bei genauer Untersuchung sieht man, dass die Perinie bei dieser Art in ihrer ganzen Ausdehnung (die Verdickungsstreifen mit einbegriffen) sehr fein chagrinirt ist. Um diese Structureigenthümlichkeiten zu sehen, ist es angezeigt, die Oosporen mit Salpetersäure, nöthigenfalls auch mit Salzsäure und Chlorkali zu behandeln, um alle Proteïnkörper (Reste des Periplasma), welche nicht selten der Perinie auch der reifen Oosporen hartnäckig anhaften, zu entfernen. *Cystopus Tragopogonis* lebt in gewissen *Compositae*, und die Structur der Perinie zeigt bei demselben geringe Differenzen je nach den Arten, in denen sie parasitär vorkommen. De Bary nahm deshalb eine neue Art an, die er *Cystopus spinulosus* nannte, die aber, wie auch Magnus[1]) zeigte, nicht aufrecht erhalten werden kann.

Bei *Cystopus Portulacae* ist die Perinie mit Verdickungsstreifen versehen, die ein weitmaschiges Netz bilden, und im Centrum einer jeden Masche befindet sich ein Tuberkel oder ein kurzer Streifen; dieser fehlt bei *C. Bliti*, dessen Exosporium bezüglich seiner Structur dem Exosporium von *C. Portulacae* gleicht.

Dem *C. Tragopogonis* wurde auch *C. Convolvulacearum* angereiht; neueste Studien von Farlow haben jedoch gezeigt, dass letzterer einer andern Art angehört.

Einige Peronosporeen zeigen Oosporen von eigenthümlicher Structur. Die Perinie ist netzförmig, mit breiten Maschen bei *Peronospora Viciae*, bei *P. Alsinearum*, *P. Myosotidis* und noch anderen, während bei *P. Chlorae*, *P. calotheca* u. s. w. dieselbe ein viel engeres Maschennetz zeigt, Structureigenthümlichkeiten, welche übrigens schon allgemein bekannt sind. Abgesehen von den Peronosporeen, deren Perinie ich beschrieben habe und einigen

---

1) Magnus, l. c., p. 330.

nicht erwähnten Arten, sind alle anderen (die ich untersuchen konnte) besonders wichtig wegen der Entwickelung jener Bildung. Sie können in zwei Abtheilungen unterschieden werden, in deren einer die Wand des Oogoniums zart, in der anderen hingegen dick ist; die Perinie ist in beiden glatt oder höchstens chagrinartig, zeigt aber nie jenen reticulären Bau, welcher in den oben erwähnten Arten angetroffen werden kann.

Alle Autoren sind darüber einig, dass die Perinie vom Periplasma gebildet wird. Dies kann wohl nicht bezweifelt werden und, deshalb sagte ich früher, dass dieselbe nicht als Exosporium bezeichnet werden kann. Bei anderen Pilzen versteht man unter Exosporium die äussere Membran der Dauersporen oder der Chlamydosporen. In allen Fällen handelt es sich um eine membranöse, zuweilen beträchtlich verdickte Wand, die immer sehr gut ausgebildet ist und durch Differenzirung aus dem peripheren Plasma entsteht, von welchem die Spore in den ersten Phasen ihrer Entwickelung zusammengesetzt ist. Bei den oben erwähnten Peronosporeen *(Cystopus, Peronospora Viciae, P. Alsinearum, P. Chlorae* u. s. w.) jedoch verhält sich die Sache anders, obgleich die reifen Oosporen auch bei ihnen zwei von einander deutlich unterschiedene Hüllen besitzen, bei allen anderen Peronosporeen jedoch ist dies nicht der Fall. In der That zeigt das Studium der Entwickelung der Oospore in diesen Arten und der Vergleich mit anderen, dass in denselben das sogenannte Exosporium oft nicht gut differenzirt ist, so dass man meinen muss, dass es entweder ganz fehle, oder nicht definitiv zu einem membranösen umhüllenden Organe, wie bei den oft citirten Arten, organisirt wurde.

Von diesem Gesichtspunkte aus sind wohl meine Untersuchungen ganz neu, da die Autoren, die sich mit den Oosporen beschäftigten, deren Exosporium nicht selten ganz imaginäre Eigenschaften zuschrieben. Um die Sache richtig beurtheilen zu können, ist es nothwendig, von Schritt zu Schritt die Entwickelung dieser Bildung zu verfolgen und zwar nicht bloss in einer Art, sondern in mehreren, von denjenigen Stadien angefangen, in welchen sie kaum angedeutet ist, bis zu denjenigen, in welchen ihre Ausbildung einen hohen Grad erreicht hat, um die successive Differenzirung nachweisen zu können, welche dieselbe bei der Evolution der einzelnen Arten durchgemacht hat.

Bekanntlich ist das Periplasma während der Befruchtung an der Peripherie der Gonosphäre stark entwickelt und hängt mit

der Wand des Oogoniums durch zahlreiche Trabekel zusammen. Nach der Befruchtung verdichtet sich das Cytoplasma der Gonosphäre und es beginnt die Differenzirung des sogenannten Endosporiums (Exin). Ursprünglich stellt dieses eine sehr zarte Membran dar, die sich durch ihre homogene Structur von dem übrigen Cytoplasma unterscheidet. Bald jedoch verdichtet es sich und ist schon nach den ersten Theilungen des embryonalen Kernes sehr gut ausgebildet mit vollständig kreisförmigem Contour am Durchschnitte. Im Cytoplasma, das unterdessen schaumige Structur angenommen hat und trübe geworden ist, bildet sich eine kleinere oder grössere Menge von Tropfen von öligem Aussehen (aber keine Oeltropfen, wie einige Autoren behaupten, da sie der Einwirkung des Aethers, der dünnen Kalilauge u. s. w. widerstehen) und verschiedener Grösse, deren Zahl bei der Reifung der Oospore mehr und mehr zunimmt. Ueber die Bedeutung dieser Bildungen wurde viel gestritten. Da nicht selten eine von denselben die anderen an Grösse weit übertrifft, so wurde sie für den Kern der Oosphäre angesehen (Hartog). Dangeard ist auf Grund zahlreicher Beobachtungen dieser Meinung entgegengetreten. Auch Wager hat sich mit ihnen beschäftigt. Mir scheint es, dass diesen Tropfen, da sie sich in fast allen jenen Organen der Pilze entwickeln, welche in das Ruhestadium übergetreten sind und allgemein als Reservematerial angesehen werden, keine besondere Bedeutung zugeschrieben werden könne.

Gleichzeitig mit diesen Vorgängen, welche im Innern der Oospore stattfinden, erfolgt auch aussen eine Umwandlung des Periplasma, und auch das Oogonium bietet, wenigstens in nicht wenigen Arten, Veränderungen dar. In der *Sclerospora*, bei den *Plasmaparae*, bei *Bremia*, bei *Basidiophora* und in einigen Peronosporeen verdichtet es sich mehr oder weniger, wie wir schon angedeutet haben. Bei *Sclerospora graminis* erreicht es die höchste Entwickelung; in gewissen Plasmoparae *(P. pygmaea, P. densa* u. s. w.) und Peronosporeen *(P. violacea, P. megasperma, P. parasitica* u. s. w.), bei *Basidiophora* und *Bremia* findet man Entwickelungsstadien desselben wie bei *Sclerospora Kriegeriana.* Diese letztere Gattung ist deshalb, wenn man nämlich bloss auf die Verdickung der Wandung des Oogoniums Rücksicht nimmt, nicht haltbar. Leider besitzen wir über die Conformation der Conidienträger bei *Sclerospora* noch keine genügenden Kenntnisse, da diese Organe bloss bei *S. graminis* gut bekannt sind. Jedenfalls aber zeigen sie

umbildet und deshalb homogen oder in tangentialer Richtung gestreift erscheint. Je näher den äusseren Theilen, desto mehr schwindet die homogene Beschaffenheit der Wandung und es treten neuerdings die Granulationen, die schaumige Beschaffenheit, kurz die Charaktere des Periplasmas auf. Deutlicher ist dies an den Ecken, an welchen die Oospore sich an die Wandung des Oogoniums anheftet und welche die primitiven Trabekel darstellen. Diese Perinien sind deshalb sehr unregelmässig, und es genügt ein Blick auf die Figuren, um sich eine richtige Vorstellung von denselben zu bilden und die Ueberzeugung zu gewinnen, wie sehr sie sich von dem wirklichen Exosporium vieler Pilze und von den gut entwickelten Perinien des *Cystopus* und den Peronosporeen unterscheiden, in welchen sie sehr stark differenzirt sind. Es resultirt aus diesen Beobachtungen, dass das sogenannte Exosporium in den Peronosporeen nicht constant ist, ja dass es in nicht wenigen Fällen (rücksichtlich seiner Structur) ganz rudimentär ist. Ob jene Arten, in welchen dasselbe besser differenzirt erscheint, als entwickeltere Formen angesehen werden müssen und ob es sich um einen regressiven Process bei denjenigen handelt, in welchen das Exosporium fehlt oder bloss rudimentär ist, kann nur schwer entschieden werden. Sicher ist, dass wenn man der Perinie eine grosse Bedeutung zuschreiben wollte, auch die Systematik der Peronosporeen eine starke Modification erleiden müsste.

Ich habe mich jedoch auf Grund zahlreicher Beobachtungen überzeugen können, dass jenes Gebilde rücksichtlich seiner Structur durchaus nicht constant ist, da in einer und derselben Art nicht selten Uebergänge von der tuberculären zu der reticulären Form vorkommen und dass deshalb der Structur der Perinie nicht in allen Fällen ein absoluter Werth beigemessen werden könne. Meiner Meinung nach ist es deshalb rationeller die Peronosporeen auf Grund der Entwickelung und Conformation des Conidienapparates zu classificiren. Selbstverständlich erscheint in denjenigen Arten, in welchen die Perinie nur wenig differenzirt ist, und auch in denjenigen, in welchen dieselbe dem Ansehen und der Consistenz nach sich nicht als eine membranöse Wandung darstellt, die Oberfläche in verschiedener Form; sie kann je nach der Grösse der Körner des Plasmas und der grösseren oder kleineren Zahl derselben mehr oder weniger stark chagrinartig gezeichnet sein. Von Einfluss ist auch das Alter der Oospore, weshalb das verschiedene Verhalten der

Perinie nur einen relativen und nicht einen absoluten Werth haben kann, wie man früher annahm.

In den Fällen hingegen, in welchen die Perinie gut ausgebildet ist, kann sie eine besondere Structur aufweisen. Wir sahen schon oben, dass sie bei *Cystopus* und anderen Peronosporeen von netzförmigem Baue ist. Bei einigen Peronosporeen kommt gleichfalls und in constanter Weise eine eigenthümliche Structur vor. So z. B. hat die Oospore bei *P. grisea* eine Perinie, welche im optischen Durchschnitt ziemlich stark vorspringende Ecken aufweist, die Querschnitte von einfachen oder verzweigten Leisten oder Falten darstellen, die sich auf der Perinie befinden. Derartige Falten kommen nicht selten bei Peronosporeen mit gut differenzirter Perinie vor, und man findet sie auch bei *P. effusa* und var. *minor*, wo sie ein weitmaschiges Netz bilden, ferner bei *P. candida*, *P. Ficariae* u. s. w. Nicht selten erscheinen sie in Form von Linien, denen entsprechend das Periplasma sich an die innere Wand des Oogoniums anheftete, und stammen vom Plasma her, welches die primitiven Trabekel bildete. Sie sind deshalb von sehr unregelmässiger Form, und auch ihre Lagerung ist keine constante und zeigen nicht selten hier und da Plasmareste, die mit der Wand des Oogoniums zusammenhängen und mittelst deren die Oospore im Centrum des Oogoniums gewissermassen suspendirt erhalten wird. Die Oberfläche der Oospore erscheint ausserdem zuweilen fein punktirt. Dies sieht man namentlich bei der schon erwähnten *Peronospora grisea* und bei *P. Holostei;* in dieser letzteren Art sind die Granulationen etwas grösser, so dass die Perinie ein fein warziges Aussehen erhält.

In anderen Arten hingegen *(P. Lamii, P. Chrysosplenii, P. Valerianellae,* u. s. w.) bleibt die Perinie glatt und rechtfertigt die Bezeichnung „laeve", womit in der Systematik die Natur der Perinie der Oosporen einiger Arten charakterisirt wird.

Schlussfolgerungen.

Es gehen aus diesen Untersuchungen folgende zum Theile schon bekannte, zum Theile, wie mir scheint, ganz neue Thatsachen hervor:

I. Bei den Peronosporeen findet Befruchtung durch das Zusammentreffen von zwei sehr scharf gesonderten Organen (Antheridium und Oogonium) statt.

II. Der Befruchtungsact erfolgt nie im Sinne von De Bary, d. h. es findet keine osmotische Verschmelzung jener Elemente statt, sondern eine Vereinigung von zwei Kernen, eines männlichen (Spermakern) und eines weiblichen (Kern der Oosphäre).

III. Der embryonale Kern theilt sich zu wiederholten Malen (in den von mir untersuchten Fällen wenigstens fünfmal) bis zum Reifwerden der Oospore. In jedem Tochterkerne ist die Zahl der Chromosomen doppelt so gross als die Zahl der Chromosomen der einzelnen Geschlechtskerne. In diesen findet jedoch nie ein Reductionsprocess statt. Dies erfolgt aber (wenigstens in den untersuchten Fällen) beim Uebergange der Oospore in die Keimungsperioden und die Zahl der Chromosome wird dann in den Kernen auf die Hälfte reducirt, und ein jeder der Tochterkerne geht in eine Zoospore über.

IV. In mehreren Arten bleibt die Wand des Oogoniums dünn während des ganzen Lebens des Oogoniums selbst und in derartigen Fällen differenzirt sich das Periplasma zur Perinie, welche eine mehr oder weniger complicirte Structur aufweist.

V. Das Exosporium und Endosporium können auch in denjenigen Fällen wo sie gut differenzirt sind, nicht als analog den gleichnamigen Organen, welche im Allgemeinen in den bleibenden Sporen der Pilze vorkommen, angesehen werden. Das Exosporium ist vielmehr wegen seines periplasmatischen Ursprunges und seiner Structur als analog und homolog der Perinie einiger Pterydophyten (*Salvinia, Azolla* u. s. w.) anzusehen, während das Endosporium eher als Exosporium (Exin) interpretirt werden muss.

VI. In vielen anderen Arten verdickt sich die Wand des Oogoniums auf Kosten des Periplasmas und bildet sich nicht selten zu einer starken Membran um, die eine gelbliche, gelbe oder gelbbraune Färbung annimmt.

Es kommt bei diesen Arten nicht zur Bildung einer gut differenzirten Perinie und der Rest des Periplasmas bleibt in dem engen Raume zwischen der inneren Oberfläche der Wandung des Oogoniums und der Oospore zurück in der Form einer dünnen und unregelmässigen Schichte von körnigem Aussehen und von einer mehr oder weniger intensiven gelben Färbung. In anderen Fällen (*Sclerospora*, einige Plasmasporeen u. s. w.) legt sich das Oogonium ganz oder zum Theil an die Oospore an, ohne aber in innige Beziehungen mit ihr zu treten.

VII. Wenn die Wand des Oogoniums verdickt ist, dann bleibt es der Oospore anliegend auch während der Reifeperiode und der Keimung der Oospore, und es muss angenommen werden, dass in allen Fällen, wo die Perinie fehlt, sie in ihrer schützenden Function durch jene Wand ersetzt wird.

Literatur[1]).

Cornu, Observations sur la *Phylloxera*. I. Memoire-Etude sur les Peronosporées. II. Mem. de Peronospore des vignes. Paris 1882. (Academie des Sciences.)

De Bary, Recherches sur le developpement de quelques Champignons parasites. (Ann. des sciences natur. Bot., Ser. IV, Tome XX [1863].)

— —, Beitr. zur Morphologie und Physiologie der Pilze. Beitr. IV.

— —, Zur Kenntniss der Peronosporeen. (Botan. Zeitung 1881.)

— —, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze etc. Leipzig 1884.

Schroeter, *Protomyces graminicola*. (Hedwigia 1877.)

Zalewski, Zur Kenntniss der Gattung *Cystopus*. (Botan. Centralbl. 1883.)

Marshall Ward, Observations on the genus *Pythium*. (L. J. M. S., Vol. XXIII, new series 1883.)

Strasburger, Zur Entwickelungsgeschichte der Sporangien von *Trichia fallax*. (Botan. Zeitung 1884.)

—, Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl. Jena 1880.

—, Karyokinetische Probleme. (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII.)

—, Histologische Beiträge II.

—, Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwickel. der Organismen. (Biol. Centralbl., Bd. XIV, 1894; auch Annals of Botany, Vol. VIII, 1894.)

—, Kerntheilung und Befruchtung bei *Fucus*. (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, Heft 3, 1897.)

—, Ueber Befruchtung. (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, Heft 3, 1897.)

Eidam, *Basidiobolus*, eine neue Gattung der Entomophthoraceen. (Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. IV, 1887.)

Hartog, Technique applicable à l'Etude des *Saprolegn*. (Bull. Soc. Bot. France, Vol. XXXVI, 1889.)

Chmielewsky, Zur Frage über die Copulation der Kerne beim Geschlechtsprocess der Pilze. (Arbeit. d. neuruss. Natur-Gesellsch., Bd. XIII, 1881.)

Wager, On the nuclei of *Peronospora parasitica* etc. (Ann. of Bot., Vol. IV.)

—, Observations on the structure of *Cystopus candidus*. (Brit. Ass. Rep. 1892.)

—, Reproduction and Fertilization in *Cystopus candidus*. (Ann. of Bot., Vol. X, 1896.)

—, On the Structure and Reproduction of *Cystopus candidus*. (Ann. of Bot., Vol. X, 1896)

---

1) Es sind hier bloss jene Arbeiten angeführt, welche in der Abhandlung selbst citirt wurden oder, wenn nicht, sich auf die in derselben erörterten Fragen beziehen.

Dangeard, Recherches histologiques sur les champignons. (Le Botaniste 1890.)
—, Recherches sur la Reproduction sexuelle des Champignons. (Le Botaniste 1894.)
—, Considérations sur les phénomènes de reproduction chez les Phycomycetes. (Le Botaniste 1896.)
Mangin, Sur la desarticulation des conidies chez les Péronosporées. (Bull. Soc. Bot. France, Tome XXXVIII, 1891.)
—, Recherches anatomiques sur les Péronosporées. (Bull. Soc. Hist. Nat. d'Autun, Tome VIII, 1895.)
Guignard, Étud. sur les phenoménes morphol. de la fécondation. (Bull. Soc. Bot. France, Tome XXXVI, 1889.)
—, Nouvelles Études sur la Fécondat. (Ann. Sc. Nat. Bot., ser. VII, tome XIV, 1891.)
Alfred Fischer, Phycomycetes. (Rabenhorst's Kryptog.-Flora, II. Aufl., Pilze, 1892.)
Berlese et De Toni, Sylloge Phycomycetum. (Sacc-Syll. Fungor., Vol. VII, 1890.)
Magnus, Ueber die Membran der Oosporen von *Cystopus Tragopogonis*. (Ber. der Deutsch. Botan. Gesellsch. 1893, Bd. XI.)
Istvánffi, Ueber die Rolle der Zellkerne bei der Entwickelung der Pilze. (Ber. der Deutsch. Botan. Gesellsch. 1895, Bd. XIII.)
Harper, Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus. (Ber. der Deutsch. Botan. Gesellsch. 1895, Bd. XIII.)
—, Kerntheilung und freie Zellbildung im Ascus. (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, Heft 2, 1897.)
Trow, The Karyology of *Saprolegnia*. (Ann. of Bot., Vol. IX, 1895.)
Fairchild, Ueber Kerntheilung und Befruchtung bei *Basidiobolus ranarum*. (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, Heft 2, 1897.)

Figuren-Erklärung.

Alle Figuren wurden mittelst der Abbé'schen Camera lucida gezeichnet.

Fig. 1—5, Taf. IV und sämmtliche Figuren der Taf. V = Koristka, Ocular 4, Objectiv $\frac{1}{18}$, homogene Immersion. Fig. 6, Taf. IV = Koristka, Ocular 4, Objectiv 8; sämmtliche Figuren der Taf. VI und VII = Koristka, Ocular 4, Objectiv 9.

Tafel IV.

Fig. 1—6. *Cystopus Portulacae.*

Fig. 1. In Entwickelung begriffenes, mehrkerniges Oogonium.

Fig. 2. Weiter vorgeschrittenes Oogonium mit Kernen an der Peripherie der Oosphäre; der Antheridiumschlauch ist schon in das Oogonium eingetreten. *nm* männlicher, *nf* weiblicher Geschlechtskern.

Fig. 3. Oosphäre, in der sich das Exin zu differenziren beginnt. Bei V ist *nm* männlicher, *nf* weiblicher Geschlechtskern.

Fig. 4. Oospore, in welcher das Exin schon differenzirt ist. *pn* erster, aus der Verschmelzung der beiden Geschlechtskerne hervorgegangener Kern.

Fig. 5. Fast reife Oospore mit mehreren Kernen, welche durch successive Theilung des embryonalen Kernes entstehen.

Fig. 6. Reife Oospore mit einigen noch erhaltenen Kernen an der Peripher

Tafel V.

Fig. 1—4. *Peronospora Ficariae.*

Fig. 1. Oogonium und Antheridium gut entwickelt kurze Zeit vor der Befruchtung. *nm* männlicher, *nf* weiblicher Geschlechtskern.

Fig. 2. Oosphäre, in welcher die Geschlechtskerne in Verschmelzung begriffen sind.

Fig. 3. Oogonium mit Oosphäre, in welcher nach erfolgter Befruchtung sich das Exin entwickelt und der embryonale Kern sich in die ersten Kerne (*pn*) der Oospore getheilt hat.

Fig. 4. Reife Oospore mit mehreren Kernen und Tropfen von öligem Aussehen.

Fig. 5. *Peronospora Alsinearum.* Oosphäre, in welcher die Geschlechtskerne in Verschmelzung begriffen sind.

Fig. 6. *Peronospora effusa.* Oosphäre in demselben biologischen Stadium wie in der vorhergehenden Figur.

Tafel VI.

Fig. 1. *Sclerospora graminis.* Optischer Querschnitt von sehr verdicktem Oogonium mit fast reifer Oospore. Die Perinie fehlt.

Fig. 2. *Basidiophora entospora.* Derselbe Querschnitt. Das Protoplasma ist nicht in eine membranöse Perinie differenzirt, aber bildet eine dünne Verkleidung.

Fig. 3, 4 und 6. Dieselben Querschnitte von *Peronospora Euphorbiae* (Fig. 3); *Plasmopora viticola* (Fig. 4) und *Peronospora parasitica* (Fig. 6). Die Perinie ist nicht differenzirt.

Fig. 5. *Peronospora parasitica.* Reifes Oogonium.

Tafel VII.

Fig. 1 und 2. *Peronospora Valerianellae.*

Fig. 1. Reifes Oogonium.

Fig. 2. Optischer Querschnitt. Wandung ist sehr dünn. Die Oospore ist von fast protoplasmatischer Perinie umkleidet.

Fig. 3 und 4. *Peronospora effusa* var. *minor.* Reife Oogonien mit membranöser Perinie, gut differenzirt und mit weiten, netzförmigen Verdickungen.

Fig. 5 und 6. *Peronospora Alsinearum.*

Fig. 5. Reifes Oogonium und Oospore mit sehr gut entwickelter Perinie.

Fig. 6. Optischer Querschnitt.

Bemerkungen zur Abhandlung E. Heinricher's „Die grünen Halbschmarotzer. I. *Odondites*, *Euphrasia* und *Orthantha*."

Von

R. v. Wettstein.

Unter obigem Titel hat Herr Prof. Dr. E. Heinricher jüngst in diesen Jahrbüchern[1]) eine Abhandlung publicirt, welche, soweit sie die Gattung *Euphrasia* betrifft, nahezu vollständig die von mir gelegentlich der Ausarbeitung der Monographie der Gattung[2]) in Bezug auf die Physiologie der Ernährung und Keimung erzielten Resultate bestätigte, nur in einem wesentlichen Punkte sie ergänzte. Ich hätte daher allen Grund, über die Resultate jener Abhandlung befriedigt zu sein, wenn Herr Prof. Heinricher nicht eine Form der Gegenüberstellung seiner und meiner Ergebnisse gewählt hätte, welche bei jedem, der nicht den Wortlaut der beiden Arbeiten vergleicht und nicht mit allen Details vollkommen vertraut ist, den Eindruck hervorrufen muss, als wenn die Abhandlung Heinricher's eine ganze Reihe von Richtigstellungen meiner Angaben enthielte. Verstärkt muss dieser Eindruck werden durch folgende Worte, welche sich am Schlusse der Einleitung in Heinricher's Arbeit finden. „Obzwar in derselben (Wettstein's Monographie) zum Theil die gleichen biologischen Fragen ihre Erörterung finden und zum Theil die gleichen Schlusssätze aufgestellt werden, zu denen auch mich meine Untersuchungen geführt haben, so halte ich doch die Ver-

---

1) Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXI, Heft 1, 1897.

2) Leipzig, W. Engelmann, 1896.

öffentlichung der letzteren um so weniger für überflüssig, als die Ergebnisse sich theils widersprechen, theils, wo sie äusserlich übereinstimmen, die Wettstein'sche Beweisführung nicht einwurfsfrei und beweisend ist[1])."

Hiernach behauptet Herr Prof. Heinricher, dass meine Ergebnisse zum Theil falsch sind (da sie seinen, die er doch für richtig halten wird, widersprechen), zum Theil nicht bewiesen sind.

Diese mir nach dem Inhalte der Abhandlung Heinricher's einfach unbegreifliche Aeusserung zwingt mich zu den folgenden Darlegungen, welche zeigen werden, dass die Resultate Heinricher's, soweit sie sich auf *Euphrasia* beziehen — und nur diese kommen da in Betracht — sich mit einer einzigen Ausnahme (vergl. Punkt VII) mit meinen, ein Jahr früher veröffentlichten Resultaten vollständig decken und dass ich die Richtigkeit meiner Angaben vollkommen bewiesen habe. Ich werde zu diesem Zwecke die Sätze der Ergebnisse der Heinricher'schen Arbeit[2]) neben die von mir aufgestellten setzen und kurze Erläuterungen daran knüpfen. Ich betone ausdrücklich, dass ich keines der Resultate Heinricher's, soweit sie die von mir erzielten Ergebnisse überhaupt tangiren, weglasse, so dass nicht etwa der Glaube aufkommen kann, ich wäre über einzelne Punkte, in denen ich mich im Unrechte fühle, stillschweigend hinweggegangen.

I. Wettstein 1896, p. 25[3]): „Die Keimung der *Euphrasia*-Samen erfolgt unabhängig von der Gegenwart eventueller Nährpflanzen."

Heinricher 1897, p. 120[3]): „Die Samen von *Odontites Odontites* (und wohl aller chlorophyllhaltiger parasitischen Rhinanthaceen) vermögen unabhängig von einer chemischen Reizung, die von einer Nährwurzel oder von einem zweiten lebenden Samen, überhaupt von lebendem Gewebe ausginge, zu keimen."

1) Die Sperrung des Satzes rührt von mir her.

2) Vergl. Heinricher, a. a. O., p. 120.

3) Die Seitencitate beziehen sich einerseits auf meine Monographie, andererseits auf die Eingangs citirte Abhandlung Heinricher's.

Wie man sieht, ist das Resultat im Wesentlichen genau das gleiche; ein Widerspruch besteht in diesem Punkte zwischen Heinricher und mir nicht. Dass der von mir ausgesprochene Satz nicht bewiesen sei, kann Heinricher nicht behaupten, wie er denn ganz verschweigt, dass dieses Resultat von mir schon vor ihm erzielt wurde. Ich behaupte dagegen, dass ich dadurch, dass ich *Euphrasia*-Samen auf feuchtem Fliesspapier, also fern von jeder Nährwurzel, fern von jedem lebenden Gewebe zur Keimung brachte, den Beweis für die Richtigkeit des Satzes zum Mindesten ebenso sicher erbrachte, wie Heinricher.

II. Wettstein 1896,
p. 28: „Die Anlage der Haustorien ist von der Gegenwart geeigneter Nährwurzeln abhängig, erfolgt also wahrscheinlich durch chemotaktischen Reiz."

Heinricher 1897,
p. 120: „Die Haustorien von *Odontites Odontites* und wohl aller parasitischen Rhinanthaceen entstehen auf Grund eines von einem Nährobject auf die Parasitenwurzel ausgeübten chemischen Reizes."

Wieder ist das Ergebniss genau dasselbe, von einem Widerspruche ist keine Spur; nur dass ich vorsichtiger das Wort „wahrscheinlich" einfügte. Nachdem also in diesem Punkte ein Widerspruch nicht besteht, muss nach H. meine Beweisführung unstichhaltig sein. Dies behauptet auch Heinricher auf p. 84 mit der Begründung, dass ich den Satz aus einem Versuche ableite, gegen den einzuwenden ist, dass an der Stelle, an der die in Contact mit einer Gramineenwurzel gebrachte *Euphrasia*-Wurzel ein Haustorium bildete, dieses schon vor Versuchsbeginn inducirt sein konnte, dass bei der ausserordentlichen Dünnheit der *Euphrasia*-Wurzeln [1])

---

1) Die Erwähnung dieses Umstandes benützt Professor Heinricher, um noch einen weiteren, ganz unberechtigten Tadel auszusprechen. Er sagt (p. 84): „In der Wettstein'schen Fig. 2, Taf. I sind sie (die Wurzeln) weitaus zu dick dargestellt." Selbst wenn dies der Fall wäre, wäre der Einwand sehr kleinlich und unvorsichtig aus dem Munde eines Autors, der in der diese Worte begleitenden Tafel unrichtige Darstellungen allgemein controlirbarer Dinge duldet (vergl. z. B. in Fig. 13 Kelch und Corollenunterlippe!, in Fig. 8 die zwei obersten Blüthen!); zudem ist der Tadel vollständig unberechtigt; Prof. Heinricher übersieht, dass auf p. 300 meiner Monographie ausdrücklich gesagt ist, dass Fig. 2 mit dem Zeichenapparate angefertigt wurde, also vollkommen genau das Gesehene wiedergiebt, er übersieht, dass auf der Tafel selbst neben Fig. 2 die Vergrösserung als eine 5fache angegeben ist. Die Zeichnung zeigt die Wurzel durchschnittlich 1 mm im Durchmesser haltend, was bei einer 5fachen

eine etwa schon vorhandene Haustorium-Anlage makroskopisch kaum zu erkennen war, dass der Versuch keine Aufklärung darüber giebt, ob der Contact oder Chemotaxis für die Bildung des Haustoriums massgebend war. Demgegenüber habe ich Folgendes zu constatiren:

Erstens ist es ganz unrichtig, dass ich den von mir aufgestellten Satz aus dem erwähnten Versuche abgeleitet habe. Ich leitete ihn aus ganz einwandsfreien Versuchsreihen ab (vergl. p. 27 und 28), in denen sich zeigte, dass 1. in destillirtem Wasser cultivirte junge Pflanzen keine Haustorien bilden (p. 27 oben) und dass 2. in wurzelfreier Erde sich gleichfalls kein einziges Haustorium an den *Euphrasia*-Wurzeln bildete. Des angegebenen Versuches erwähnte ich nach Deduction meines Satzes mit den einleitenden Worten: „Die letztere Thatsache ergiebt sich auch aus einem Versuche etc. . . ."

Zweitens sind die Einwände gegen die Beweiskraft des angeführten Versuches unstichhaltig. Dass ein Haustorium sich in Folge Inducirens bildet, auch wenn die die Bildung hervorrufende Nährwurzel entfernt wurde, bevor eine Anlage des Haustoriums da ist, müsste Herr Prof. Heinricher erst beweisen, ehe er diesen Umstand als Einwand verwendet. Dass eine etwaige vor Versuchsbeginn vorhandene Anlage eines Haustoriums „makroskopisch" nicht sichtbar gewesen wäre, ist natürlich, ebenso natürlich aber auch, dass ich die Stelle mir mikroskopisch besah, bevor ich sie für den Versuch verwendete. Wenn Herr Prof. Heinricher schliesslich sagt, der Versuch beweise nur, dass durch Contact das Haustorium entstand, aber nicht durch Chemotaxis, so ist das vollständig richtig; es ist dies aber kein Einwand, da ich nirgends das Gegentheil behauptete.

Ich habe, nachdem ich bewiesen hatte, dass ohne Contact mit einer Nährwurzel kein Haustorium gebildet wird, dass dagegen ein solcher Contact ein Haustorium hervorruft, annehmen müssen, dass ein chemotactischer Reiz die Ursache der Bildung ist, da sonst jeder andere Contact, dem jede in Erde wachsende Wurzel Hunderte von Malen ausgesetzt ist, Haustorien hervorrufen müsste. Ich war

---

Vergrösserung einen wirklichen Durchmesser von 0,2 mm ergiebt. Das ist genau der Durchmesser, den Prof. Heinricher selbst für eine *Odontites*-Wurzel angiebt (a. a. O., p. 87).

aber, trotzdem dieser Beweis ein ganz ausreichender ist, so vorsichtig, nur von einem wahrscheinlichen chemotaktischen Reize zu sprechen, da die chemisch-physikalische Natur dieses Reizes noch unbekannt ist. Man sollte nun glauben, dass Herr Prof. Heinricher, der meine vollständig ausreichende Beweisführung für ungenügend erklärt, die Richtigkeit des von uns beiden ausgesprochenen Satzes genauer beweist. Das ist nun nicht im Entferntesten der Fall. Heinricher fand (p. 86), „dass, wenn wir einen Boden zur Aussaat wählen, der kein Wurzelwerk irgend einer anderen Pflanze enthält, und darin eine einzelne Pflanze von *Odontites* sich entwickeln lassen, am Wurzelwerk derselben keine Haustorien gebildet werden". Also genau derselbe Versuch, den ich mit *Euphrasia Rostkoviana* durchführte! Und wie beweist er den chemotaktischen Reiz? „Da nun für Contactreize die Sandkörnchen des Substrates genügen müssten, Haustorien an den Wurzeln des Parasiten aber nicht entstehen, sobald der Sand kein Wurzelwerk eines zweiten Pflanzenindividuums enthält, hingegen stets dann entstehen, wenn Wurzeln einer zweiten Pflanze in den Bereich einer Parasitenwurzel gelangen, so ist nur die Annahme berechtigt, dass die Haustorien das Resultat eines von einem Nährobject auf die Parasitenwurzel ausgeübten chemischen Reizes sind." Also im Wesentlichen genau dieselbe Beweisführung wie die meine, nur mit dem Unterschiede, dass ich das Entstehen eines Haustoriums bei Contact direct experimentell bewies, mithin in der Beweisführung noch um einen ganz wesentlichen Schritt weiterging.

III. Wettstein 1896.	Heinricher 1897,
	p. 121: „Alle in die Versuche einbezogenen Arten . . . vermögen in Dichtsaat, ohne andersartigen Wirth kultivirt, einzelne Individuen bis zum Blühen und wohl auch Fruchten zu entwickeln. Es gelingt einzelnen Individuen auf Kosten der anderen den ganzen Lebensgang zu vollenden. Stets findet unter diesen Kulturbedingungen Haustorienbildung statt (im Gegensatz zu Wettstein)."

Ein Widerspruch besteht diesbezüglich zwischen den Anschauungen Heinricher's und meinen nicht, da ich in meiner Monographie über die Resultate von Dichtsaaten gar nicht gesprochen habe. Dass diesbezüglich wieder einmal in den Resultaten zwischen Heinricher und mir volle Uebereinstimmung besteht, geht daraus hervor, dass ich in meiner vor Kurzem publicirten kleinen Abhandlung über die Ernährungsverhältnisse der Euphrasien (Oesterr. botan. Zeitschr. 1897, No. 9), als das Ergebnisse von Kulturen der *E. Rostkoviana* in Dichtsaaten mittheilte, dass Pflanzen, welche in solchen zur Blüthe gekommen waren, auf den Wurzeln anderer Euphrasien Haustorien gebildet hatten (a. a. O., p. 323).

Ein Widerspruch zwischen Heinricher und mir wird von diesem in ganz unberechtigter — wenn auch vielleicht unwillkürlicher — Weise künstlich construirt, indem er in der ganzen Abhandlung sich von der durch nichts begründeten Annahme leiten liess, dass die Kulturen, welche ich mit wurzelfreier Erde durchführte (p. 25 und 26 meiner Monographie), Dichtsaaten waren. Auf dieser willkürlichen Annahme beruht die ganze, vollkommen unberechtigte Polemik in dem Capitel von p. 90—97, beruhen die der wesentlichsten Voraussetzung entbehrenden polemischen Sätze: „Nach Wettstein hingegen kommen Euphrasien in Dichtsaat nie zur Blüthe“ (p. 92), „Wenn er (Wettstein) sagt: . . . . ., so ist dieser Ausspruch, weil fundirt auf eine Dichtsaatkultur, nicht berechtigt“ (p. 95), „Denn Wettstein übersah, dass man bei Dichtsaat von *Euphrasia* etc.“ (p. 97) etc., die vollständig hinfällig sind, da ich von Dichtsaaten in meiner Monographie kein Wort sprach, da es sich um solche bei meinen dort erwähnten Kulturen gar nicht handelte.

Mir ist es geradezu unverständlich, wie Heinricher zu der Annahme kommen konnte, dass meine Kulturen Dichtsaaten waren. Mir handelte es sich darum, die normale Entwickelung der Euphrasien zu studiren. Jeder Botaniker weiss, dass Dichtsaaten zu kümmerlicher Entwickelung des Einzelindividuums führen[1]); es wäre ein grober methodischer Fehler gewesen, wenn ich Dichtsaaten angewendet hätte. Ich habe die Kulturen B. (p. 25 meiner Monographie), auf die sich Heinricher bezieht, nicht nur nicht

1) Auch Heinricher constatirt dies, vergl. p. 121, Zeile 8 von unten: „zu grosse Dichtsaat führt bei *Odontites* zu verzwergten Formen, gerade so wie bei anderen nicht parasitischen Pflanzen.“

aus Dichtsaaten erzogen, sondern in der Weise durchgeführt, dass jede Pflanze einzeln in einem Topfe gezogen wurde. Wenn ich dies nicht ausdrücklich erwähnte, so geschah es deshalb, weil ich mich möglichst kurz fassen wollte, weil ich hoffen durfte, dass man mir nicht Begehung der gröbsten methodischen Fehler bei den Kulturen zumuthen würde. Ich halte es nicht für nöthig, in einer Publication alles Selbstverständliche breit darzulegen, und dass ich die Kulturen in der erwähnten Weise durchführte, betrachte ich als eine selbstverständliche Consequenz der bei solchen Kulturen nöthigen Vorsicht und Präcision. Heinricher selbst (a. a. O., p. 95) bezeichnet übrigens solch' getrenntes Kultiviren der einzelnen Pflanzen als eine Forderung strenger Versuchsanstellung. Auch Herr Prof. Heinricher hätte auch sonst darauf kommen können, dass ich keine Dichtsaaten verwendete, da ich ausdrücklich hervorhob (Monographie, p. 27), dass die Wurzeln der Pflanzen keine Haustorien bildeten, während Heinricher constatirte, dass in Dichtsaaten Haustorienbildung erfolgt.

IV. Wettstein 1896,	Heinricher 1897,
p. 27: „Zur Weiterentwickelung der jungen Pflanzen braucht dieselbe zunächst den Parasitismus nicht, sie vermag Blätter ohne diesen zu entwickeln, doch bleiben die Pflanzen klein und schmächtig. — Zur vollständigen Entwickelung, insbesondere zur Bildung von Blüthen und Früchten, ist der Parasitismus jedoch unbedingt nothwendig."	p. 122: „*Euphrasia (stricta* oder *E. Rostkoviana)* für sich, als einzelnes Individuum kultivirt, gelangt nicht über die Anlagen des dritten oder vierten Blattpaares hinaus und geht frühzeitig ein."

Abermals vollständige Uebereinstimmung[1]). Dass meine Sätze nicht bewiesen sind, behauptet auch Heinricher nicht, der überhaupt in seinem Capitel „Entwickelungsfähigkeit ohne Wirth und Saprophytismus" (a. a. O., p. 100) gar nicht erwähnt, dass die auch von ihm festgestellte Thatsache von mir schon früher constatirt wurde.

---

1) Allerdings bedarf das beiderseitige Resultat, wie ich heuer gezeigt habe (Oesterr. botan. Zeitschr. 1897, Nr. 9, p. 324) einer Ergänzung insofern, als in einzelnen Fällen es auch ohne Parasitismus zu Blüthen und Fruchtbildung kommt.

V. Wettstein 1896,	Heinricher 1897,
p. 29: „Was die Beeinflussung des Wirthes durch eine parasitische *Euphrasia* anbelangt, so ist eine Schädigung desselben bei häufigem Auftreten dieser naturgemäss anzunehmen. Ich konnte eine solche Schädigung direct constatiren."	p. 122: „Ein schädigender Einfluss des Parasiten *(Odontites)* auf die Wirthspflanzen war deutlich zu erkennen."

Also abermals vollständige Uebereinstimmung; auch meine Beweisführung wird von Heinricher in keiner Weise angegriffen[1]).

VI. Wettstein 1897,	Heinricher 1897,
p. 25: „Die Keimung erfolgt unabhängig vom Zeitpunkte der Aussaat im Frühjahre."	p. 122: „Die Samen sämmtlicher grünen parasitischen Rhinanthaceen scheinen frühestens in dem der Samenreife folgenden Frühjahre zu keimen. — Das Frühjahr ist die hauptsächlichste Keimungszeit, doch ist eine etwaige Beschränkung auf diese Zeit für *Odontites* und *Euphrasia* nicht vorhanden. Es sinkt indess bei mit vorschreitender Jahreszeit nach und nach angestellten Aussaaten die Zahl der Keimlinge."

Im Wesentlichen wieder das gleiche Ergebniss. Ein Einwand kann gegen meine Beweisführung nicht erbracht werden, da

---

1) Auf die Besprechung der Nährpflanzen der Euphrasien durch Heinricher (a. a. O., p. 107—108) brauche ich hier nicht einzugehen, da diesbezüglich von Heinricher kein Gegensatz zu mir constatirt wird. Ich habe 1896 „Gramineen und Cyperaceen die Hauptrolle unter den Nährpflanzen" zugeschrieben; auch Heinricher scheint dieser Ansicht zu sein, da er p. 107 sagt: „Es ist auch erklärlich, dass die Glumaceen als Wirthe wesentlich hervortreten." Heinricher constatirte ferner in einem Falle *E. stricta* auf *Vicia sativa;* auch ich habe (Oesterr. botan. Zeitschr. 1897, No. 9) nachgewiesen, dass „*E. Rostkoviana* nicht bloss auf Monokotylen, sondern auch auf Dikotylen, und zwar auf Arten aus sehr verschiedenen Familien (Rubiaceen. Papilionaceen, Compositen, Caryophyllaceen) gedeiht."

sie durch Kulturen erfolgte, bei denen sich ergab, dass sowohl bei Aussaat im Herbste, wie bei solcher im Winter und Frühling die Keimung im Frühjahre erfolgte; auch Heinricher hat seinen Satz in keiner anderen Weise bewiesen. Der zweite Satz des Heinricher'schen Ergebnisses: „Das Frühjahr ist etc.“ scheint insofern meinen Angaben zu widersprechen, als nach dem Wortlaute desselben angenommen werden könnte, dass bei *Euphrasia* auch im Sommer und Herbste Keimung eintreten kann. Doch ist dieser Widerspruch nur scheinbar, da aus den Heinricher'schen Versuchen (p. 115 ff.) sich ergiebt, dass im Laufe des Mai und Juni das Keimprocent immer mehr und mehr abnimmt, bis in der Zeit zwischen 3. Juni und 23. Juni, also gerade am Frühjahrsschlusse sich keine Keimung mehr zeigte.

VII. Wettstein 1896,	Heinricher 1897,
p. 25: „Die Samen verlieren, wenn sie nicht im nächsten Frühjahre zur Keimung kommen, ihre Keimfähigkeit.“	p. 123: „Die Keimfähigkeit der Samen bleibt sowohl bei *Odontites* als bei *Euphrasia* und wohl bei sämmtlichen grünen parasitischen Rhinanthaceen zwei, selbst drei Jahre erhalten.“

Dies ist der einzige Fall, in dem sich mein Resultat mit jenem Heinricher's nicht deckt, in dem ich gerne zugebe, dass H. eine Erweiterung unserer Kenntnisse gebracht hat. Meine Angabe beruht aber nicht auf fehlerhafter Beobachtung, ist überhaupt nicht im Wesentlichen unrichtig, sondern muss nur auf Grund der Beobachtungen Heinricher's ergänzt werden. Der Sachverhalt ist folgender. Ich beobachtete, dass die Samen von *Euphrasia*, welche nicht im Frühjahre zur Keimung kommen, im selben Jahre, selbst bei langem Liegen unter günstigen Keimungsbedingungen (ich liess die betreffenden Gartentöpfe bis Ende October stehen) nicht mehr zum Keimen zu bringen waren. Die Thatsache ist richtig, sie wurde auch von Heinricher bestätigt (vergl. Punkt VI). Ich glaubte aus diesem Verhalten den begreiflichen Schluss ziehen zu können, dass die Samen überhaupt ihre Keimfäkigkeit eingebüsst haben. Das war irrthümlich, denn, wie Heinricher zeigte, können solche Samen noch im zweiten, vielleicht auch im dritten Frühjahr zur Keimung kommen. Ich constatire daher hiermit, dass mein angeführter Satz in diesem Sinne eine Ergänzung erfahren muss,

da ich keinen Grund habe, an der Richtigkeit der Heinricher'schen Beobachtung zu zweifeln.

Ich habe im Vorstehenden alle Ergebnisse der Abhandlung Prof. Heinricher's, die sich auf *Euphrasia*, speciell auf die von mir constatirten Thatsachen beziehen, mitgetheilt und mit den von mir publicirten Resultaten und deren Beweise verglichen. Ich glaube dadurch vollkommen zweifellos erwiesen zu haben, dass mein in der Einleitung gethaner Ausspruch berechtigt ist, dass Herr Prof. Heinricher vollständig mit Unrecht meine Resultate zum Theil als unrichtig, zum Theil als nicht bewiesen bezeichnete, dass seine Ergebnisse nichts anderes als eine vollständige Bestätigung, nur in einem Punkte eine Ergänzung meiner früher publicirten Angaben sind.

Die Assimilationsorgane der Asparageen.

Eine kritische Studie zur Entwickelungslehre.

Von

J. Reinke.

Mit 26 Zinkätzungen.

Es giebt zahlreiche Blüthenpflanzen, bei denen nicht scharf abgesetzte Laubblätter, sondern Theile des Stengels Träger des Assimilationsprocesses sind; Laubblätter fehlen entweder gänzlich, oder sie sind mit dem Stengel zu einer thallusartigen Einheit verschmolzen.

Meine vergleichenden Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen gaben mir Gelegenheit, beide abweichende Typen assimilirender Sprosse in zahlreichen morphologischen Abstufungen genauer kennen zu lernen. In der Mehrzahl der Fälle gehören solche Arten zu Gattungen, die auch andere Arten mit wohlausgebildeten Laubblättern umfassen. Bei *Acacia* z. B. haben wir neben den vielen Arten mit doppelt gefiederten Spreiten und zahlreichen Species mit assimilirenden Blattstielen, den Phyllodien, in *A. glaucoptera*, *diptera* und *alata* Beispiele von Formen, in denen Laubblätter und Internodien sich zu *Fucus*- oder *Marchantia*- ähnlichen Assimilationskörpern verbinden, während *A. spinescens* nur farblose Schuppenblätter und stielrunde assimilirende Internodien hervorbringt. Für beiderlei Gebilde ist die Bezeichnung Phyllocladium in Gebrauch. Wollte man der Verschiedenheit beider Typen auch im Namen Rechnung tragen, so wäre es vielleicht zweckmässig, das Wort Phyllocladium für den Typus der *A. alata* zu reserviren, assimilirende Internodien mit oder ohne Schuppenblätter dagegen Cladodien zu nennen[1]); nur ist zu berücksichtigen,

---

1) Das Wort Cladodium wird im Allgemeinen synonym mit Phyllocladium gebraucht.

dass auch Zwischenformen vorkommen. Unter den Podalyrieen und Genisteen giebt es verschiedene Gattungen, von denen ein Theil der Arten Laubblätter, der andere Phyllocladien trägt, wie *Brachysema, Mirbelia, Sphaerolobium, Daviesia, Bossiaea, Templetonia, Cytisus;* und bei diesen Arten können die Phyllocladien wieder plattenförmig oder binsenförmig sein. Indessen findet sich in diesen beiden Tribus der Papilionaceen nur eine einzige Gattung, in welcher ausschliesslich Phyllocladien vorkommen: das Genus *Jacksonia*[1]).

Bei *Jacksonia* haben wir Beispiele sehr verschiedener Formen von Phyllocladien. Es können Binsenstengel sein, bald Langtriebe, bald blattartige Kurztriebe; letztere einfach oder verzweigt. Daneben finden sich Parallelformen plattenförmiger Stengel, auch bald Langtriebe, bald Kurztriebe, unter denen besonders die Arten *J. carduacea, dilatata, grevilleoides* und *floribunda* auffallen, weil bei ihnen wie bei *Ruscus* die assimilirenden Kurztriebe ganz flachen Laubblättern gleichen.

Diese Gattung *Jacksonia*, welche durch andere mit nur blättertragenden Podalyrieen eng verbunden ist, machte den Wunsch in mir rege, die Asparageen, d. h. die Gattungen *Asparagus*, *Ruscus* und Verwandte etwas eingehender zu untersuchen, da sie unter den Monokotylen der Gattung *Jacksonia* sich analog verhalten, zugleich aber keine Gattung ihres näheren Verwandtschaftskreises bekannt ist, welche Laubblätter trüge. Die Asparageen bilden durch ihre eigenartigen Assimilationsorgane eine morphologisch einheitliche und abgeschlossene Gruppe, womit nicht gesagt sein soll, dass ich von einem phylogenetisch einheitlichen Ursprunge derselben überzeugt bin.

Als Asparageen werden die Genera *Asparagus, Ruscus, Danae* und *Semele* zusammengefasst; die letzten beiden wurden früher mit *Ruscus* vereinigt, doch ist es gewiss richtiger, sie generisch davon zu trennen. Im Folgenden soll zunächst an einer Reihe von Beispielen ein Ueberblick über die wichtigeren, innerhalb der Tribus vorkommenden Formen der Assimilationsorgane gegeben werden. Der Kürze halber werde ich dabei die drei letztgenannten Gattungen als Rusceen zusammenfassen.

Da mir nichts ferner liegt, als eine Monographie dieser Pflanzengruppe zu liefern, ich auch keineswegs beabsichtige, in eine eingehende Discussion der vorhandenen Literatur einzutreten, so sei

1) Vergl. meine Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, Fig. 10 u. 11.

hier nur auf folgende Abhandlungen aufmerksam gemacht, in denen sich auch anderweitige literarische Hinweise finden:

Baker, Revision of the Genera and Species of Asparageae in Journ. of the Linnean society, XIV, p. 594 ff., 1871.

Engler, Liliaceae in „Die natürlichen Pflanzenfamilien" von Engler und Prantl, II, 5, p. 76 ff., 1888.

Askenasy[1]), Beiträge zur Kenntniss der flachen Stämme in Botanisch-morphologische Studien, Heidelberg 1872, p. 19 ff.

Celakovsky, O kladodiich *Asparagei*, Prag 1893; böhmisch mit deutschem Resumé.

Ich ergreife die Gelegenheit, meinem verehrten Collegen Engler für die freundliche Uebersendung der *Asparagus*-Arten des Berliner Museums, sowie Herrn Dr. Detert für seine Hilfe bei der Herstellung zahlreicher Querschnitte getrockneter Organe — von denen nur ein Theil auf diesen Blättern zur Besprechung gelangen konnte — bestens zu danken. Die Zeichnungen sind wiederum durch Herrn Maler Fürst ausgeführt.

I.

Asparagus.

A. officinalis. Ich wähle diese, in Europa und Asien wildwachsende Art zum Ausgangspunkt, weil sie nicht nur jedermann bekannt ist, sondern weil sie auch bereits mehrfach als Gegenstand morphologischer Untersuchungen gedient hat, unter welchen hier nur auf diejenigen von Eichler und von Celakovsky verwiesen sein möge. Beide Botaniker stimmen darin überein, dass die grünen assimilirenden Nadeln der Pflanze in rein morphologischem Sinne nicht als Blätter, sondern als Achsengebilde aufzufassen sind, eine Deutung, der auch ich vorbehaltlos zustimmen zu sollen glaube. Die von den genannten Autoren dargelegte Sprossfolge lasse ich unberührt, da ihre Erörterung aus dem Rahmen meiner Betrachtung herausfallen würde.

Träger der Assimilation sind die Langtriebe letzter Ordnung. Sie bringen im unteren Theile neben den Cladodien auch Blüthen hervor; der obere Theil ist ausschliesslich mit den grünen, nadel-

1) Diese Habilitationsschrift Askenasy's ist mir leider erst jetzt bekannt geworden; ich habe daher den Abschnitt derselben über *Bossiaea ensata* und *Carmichaelia australis* in meiner Leguminosen-Arbeit nicht citiren können, was hiermit nachgeholt sein möge.

förmigen Cladodien besetzt. Diese stehen in Büscheln zu vier bis sieben in den Axeln spiralig angeordneter, farbloser Schuppenblätter. Da sie von der Anordnung dieser letzteren abhängig sind, so gruppiren sich die Nadeln sehr gleichförmig rings um die Achse ihres Langtriebes, ohne eine scharf hervortretende Orientirung zum Horizont oder zur Richtung des einfallenden Lichtes erkennen zu lassen. Die Staude richtet ihre grünen, etwas herabhängenden Ruthen nach allen Seiten, wo sie Raum findet, und das Licht trifft die einzelnen Cladodien unter sehr verschiedenem Winkel.

Auf dem Querschnitt erweisen sich die mehr weniger stielrunden Cladodien dem sie tragenden Langtriebe ähnlich gebaut. Der letztere zeigt eine Epidermis mit mittelstark verdickten Aussenwänden und etwas eingesenkten Spaltöffnungen, darauf folgen drei bis vier Schichten grüner Assimilationszellen, deren Längsachse senkrecht zur Oberhaut steht; darunter liegen 1—2 Schichten dünnwandiger, farbloser Zellen, welche Wasserzellen heissen mögen, dann folgt der Centralcylinder. Dieser besteht in der Peripherie aus dickwandigen, englumigen, mechanischen Elementen, dann folgt grosszelligeres, zartwandiges Grundgewebe, dem die grösseren Gefässbündel eingebettet sind. Ein Ring kleinerer Gefässbündel liegt ausserhalb der mechanischen Zone, vom Chlorenchym durch die Wasserzellen getrennt. — Die Epidermis der Cladodien weicht dadurch von derjenigen des Stengels ab, dass auch die gegen das Chlorenchym gekehrten Wände ein wenig verdickt sind, doch in geringerem Maasse als die Aussenwände. Die palissadenförmig gestreckten Assimilationszellen liegen durchweg in drei Schichten übereinander. Dann folgen eine oder zwei Schichten Wasserzellen von recht ungleicher Grösse, innerhalb deren gewöhnlich drei Gefässbündel liegen, so dass ein gerundet-dreikantiger Centralcylinder entsteht; die axilen Zellen zwischen den Gefässbündeln besitzen etwas verdickte Wände, seltener finden sich kleinere Gruppen dickwandiger Zellen auf der Aussenseite der Gefässbündel. —

Ich schliesse an die Betrachtung von *A. officinalis* diejenige einiger anderer Arten mit gleichfalls radiär gebauten Cladodien, die aber theils durch den Habitus, theils durch den histologischen Bau von der einheimischen Species nicht unerheblich abweichen.

A. laricinus. Ein ansehnlicher, reich verzweigter Halbstrauch vom Cap der guten Hoffnung. An den horizontalen Zweigen stehen verschieden gerichtete, etwa 10 mm lange Kurztriebe, die an ihrer

Spitze ein Büschel von Cladodien tragen (Fig. 1, *1*). In Fig. 1, *2* ist ein Cladodium im Querschnitt gezeichnet. Unter der in den Aussenwänden verdickten Epidermis liegen drei Schichten von Palissadenzellen, auf die local noch eine vierte Schicht ähnlich ge-

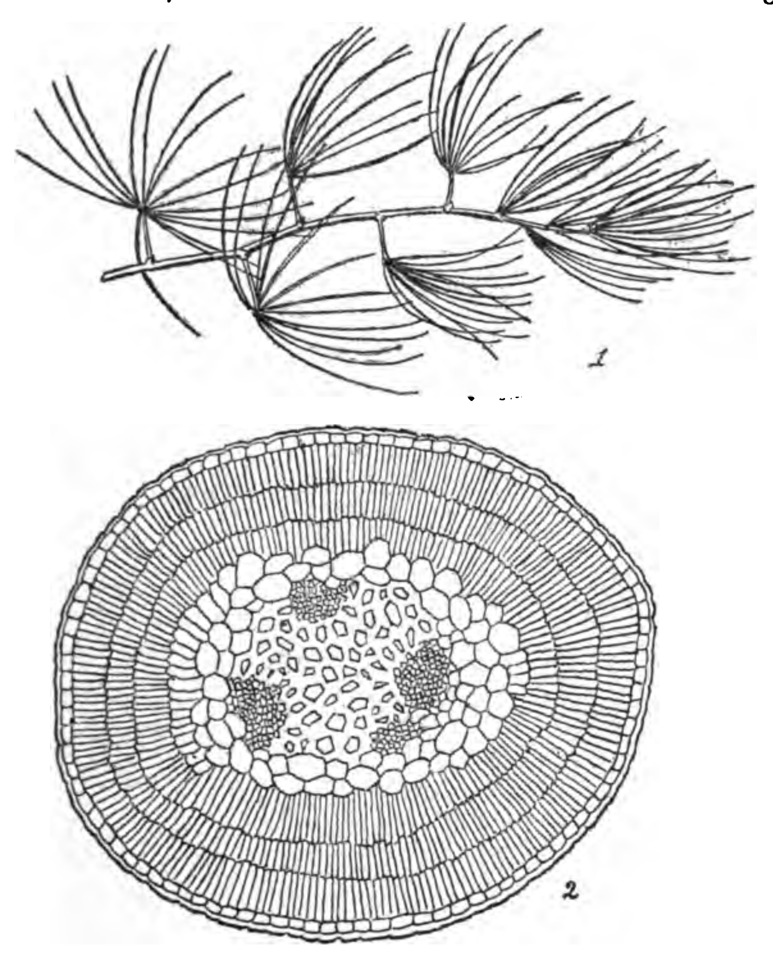


Fig. 1. *Asparagus laricinus.*

1 Habitus eines Zweiges $\left(\frac{1}{1}\right)$; *2* Durchschnitt eines Cladodiums $\left(\frac{100}{1}\right)$.

streckter, breiterer, chlorophyllärmerer Zellen folgen kann. Dann bemerkt man 2—3 Schichten Wasserzellen, hierauf 3—4 Gefässbündel; zwischen den Gefässbündeln liegen stark verdickte Fasern.

A. africanus. Ein Halbstrauch mit langen, ruthenförmigen, verholzten Aesten, gleichfalls vom Cap. Die derben, zugespitzten

Cladodien sitzen an diesen Zweigen in dichten Büscheln (Fig. 2). Der Querschnitt zeigt eine Epidermis, deren Aussen- und Innenwände verdickt sind, darunter liegen zwei bis drei Schichten Assimilationszellen, dann folgt der von einer bis zwei Schichten zartwandiger Wasserzellen umgebene Centralcylinder mit zwei bis drei Gefässbündeln und axilem, mechanischem Gewebe.

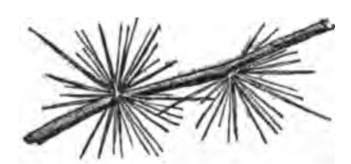


Fig. 2. *Asparagus africanus* $\left(\frac{1}{1}\right)$.

A. arborescens. Halbstrauch mit holzigen Zweigen von den canarischen Inseln. Die langen, an die Nadeln von *Pinus* erinnernden Cladodien stehen in Büscheln zu zwei oder drei beisammen (Fig. 3, *1*). Die Querschnitte der Nadeln, die nicht gut aufweichen, erscheinen abgerundet quadratisch und lassen soviel erkennen, dass



Fig. 3. *1 Asparagus arborescens* $\left(\frac{1}{1}\right)$; *2 A. Schweinfurthi* $\left(\frac{1}{1}\right)$.

die Aussen- und Innenwände der Oberhaut sehr stark verdickt sind, darunter liegt ein Palissadenparenchym ähnlich wie bei *A. laricinus* und im Innern ein Centralcylinder mit sechs Gefässbündeln.

A. Schweinfurthi aus Abessinien (Fig. 3, 2). Zeichnet sich aus durch die langen, dünnen, stielrunden Cladodien, die im Querschnitt gleichfalls eine Oberhaut mit verdickter Innen- und Aussenwand bei nahezu quadratischem Zelllumen zeigen, darunter zwei Schichten Palissaden und den von Wasserzellen umgebenen Centralcylinder. —

Ein Gegenstück zu den beiden vorigen, den langnadeligsten Arten, die mir bekannt geworden, bilden die beiden folgenden kurznadeligen Species, beide vom Cap.

A. microraphis (Fig. 4, *1*). In den Achseln stachelartiger Blätter stehen Langtriebe mit Büscheln kurzer Cladodien, deren Oberhaut in der Aussenwand stark verdickt ist; unter dieser mehrere Schichten schlecht aufweichender Palissadenzellen, vielleicht wie *stellatus*, im Innern ein Centralcylinder mit zahlreichen, sehr dickwandigen, mechanischen Fasern.

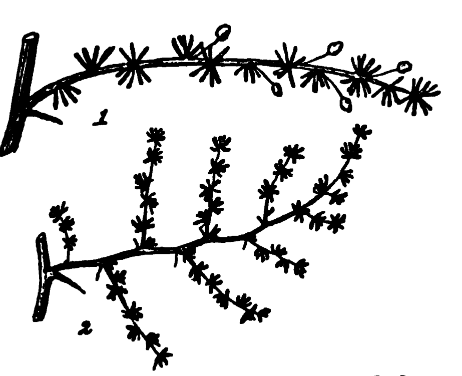


Fig. 4. *1 Asparagus microraphis* $\left(\frac{1}{1}\right)$; *2 A. stellatus* $\left(\frac{1}{1}\right)$.

A. stellatus (Fig. 4, 2). Dem vorigen ähnlich aufgebaut, die Cladodien nur noch kleiner. Die Aussenwände der Oberhaut sind auch hier stark verdickt, ebenso die mechanischen Zellen des Centralcylinders. Das Chlorenchym zeigt einen an den unten darzustellenden *A. albus* erinnernden Bau. Zunächst unter der Epidermis liegt eine Schicht kürzerer Palissaden, dann folgen nach innen immer grössere und zugleich chlorophyllärmere Zellen, und da die Zahl dieser Zellen in jeder Schicht vom Centralcylinder gegen die Epidermis hin erheblich wächst, entsteht im Querschnitt ein fächerförmiger Aufbau dieses Gewebes. Leider weichte das Gewebe nicht gut genug auf, um eine befriedigende Zeichnung gewinnen zu lassen.

A. Burchelli (Fig. 5). Ein an dürren Stellen des Caps wachsender Strauch, dessen Aeste in Dornspitzen auslaufen

der ausserdem seitlich nackte Zweigdornen trägt. Neben jedem der letzteren entspringt ein Büschel kleiner, assimilirender Zweige, die wohl dem Dorn morphologisch gleichwerthig sind. Diese Zweige sind mit ganz kurzen, keulenförmigen Cladodien besetzt, die büschelweise in der Achsel einer häutigen Schuppe entspringen. Der Querschnitt zeigt eine Epidermis mit sehr stark verdickten Aussenwänden, die Cuticularschichten einzelner Zellen wachsen zu stachelartigen Höckern aus. Das Chlorenchym ist von gleicher Structur wie bei *A. stellatus*, in dem von Wasserzellen umgebenen Centralcylinder liegen nur wenige mechanische Elemente und, soviel ich erkennen konnte, nur ein Gefässbündel. — Der am Cap häufiger vorkommende *A. capensis* steht dieser Art nahe.



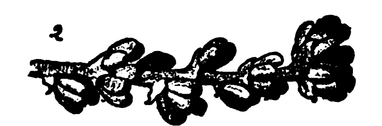


Fig. 5. *Asparagus Burchelli.* *1* Habitus $\left(\frac{1}{1}\right)$; *2* Assimilationsast mit Cladodien $\left(\frac{6}{1}\right)$.

A. albus. Dieser in Südeuropa an dürren Orten wachsende Strauch, den ich leider nur getrocknet zu untersuchen Gelegenheit hatte, besitzt holzige, hellfarbige, also anscheinend chlorophylllose, hin- und hergebogene Zweige und lauter zu Dornen ausgebildete Blätter, in deren Achsel die Büschel der Cladodien stehen (Fig. 6, *1*). Die Cladodien fallen in der warmen Jahreszeit ab; damit steht ihr anatomischer Bau (Fig. 6, *2*) insofern im Einklang, als die Aussenwände der grosszelligen Epidermis fast gar nicht verdickt sind. Der Querschnitt eines Cladodiums ist nahezu vierkantig; der von Wasserzellen umgebene Centralcylinder besteht aus zwei Gefässbündeln und wenigen mechanischen Elementen. Das Chlorenchym zeigt den schon für *A. stellatus* und

Burchelli angegebenen fächerförmigen Aufbau. Der Querschnitt des Cladodiums setzt sich aus vier solchen Stücken zusammen, wie unsere Abbildung Fig. 6, *2* darstellt, dann fehlt in der Mitte noch der

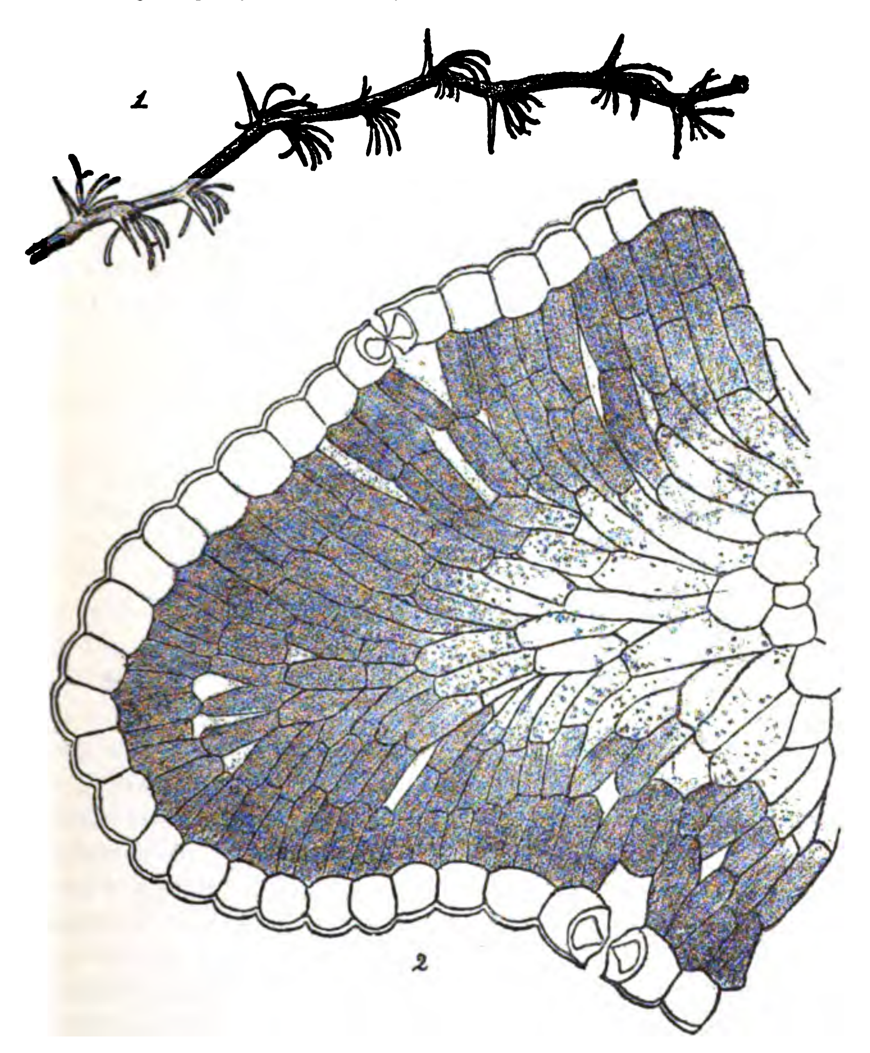


Fig. 6. *Asparagus albus.*
1 Habitus $\left(\frac{1}{1}\right)$; *2* Querschnitt durch die Kante eines Cladodiums $\left(\frac{330}{1}\right)$.

Centralcylinder und ein schmaler, gegen die Peripherie verlaufender Gewebestreif; man sieht in der Mitte des rechten Randes der Figur noch einige der den Centralcylinder begrenzenden Wasserzellen. —

Die in dunklem Thon gehaltenen[1]), palissadenförmigen, fächerförmig gegen die Oberhaut divergirenden Zellschichten sind das Assimilationsparenchym, der Chlorophyllgehalt nimmt nach innen hin ab und ist hier nur durch einige Punkte in den Zellen angedeutet; es ist das also eine Art Schwammparenchym, wenn auch die Zellen desselben nicht wesentlich lockerer gefügt sind als in den assimilirenden Schichten und wohl zweifelsohne die Aufgabe haben, aus letzteren den Zucker in den Centralcylinder abzuleiten.

A. aphyllus, (Fig. 7). Ein dorniges Gestrüpp der Mittelmeerländer. Er tritt in zwei Formen auf, die vielleicht besser als Arten unterschieden werden dürften. Bei der typischen Form (Fig. 7, 2) stehen die Cladodien gewöhnlich zu mehreren in der Achsel eines Schuppenblattes, bei der Form *stipularis* pflegen die viel längeren und dickeren Cladodien einzeln zu stehen, doch können sie mit Blüthenaxen zusammen ein Büschel bilden, wie in unserer Abbildung.

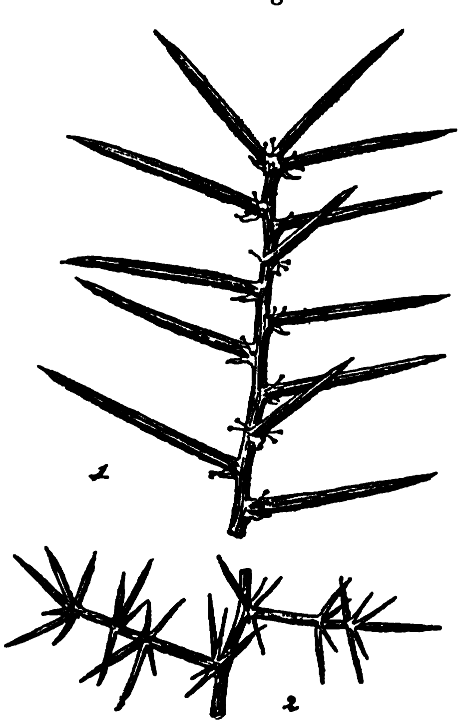


Fig. 7. *Asparagus aphyllus.* *1* f. *stipularis* $\left(\frac{1}{1}\right)$; *2* f. *typica* $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Querschnitte der tiefgefurchten Cladodien beider Formen geben ähnliche Bilder. Die Epidermis besitzt sehr stark verdickte Aussenwände. Darunter liegen drei bis vier Schichten palissadenförmig gestreckter Assimilationszellen. Dieselben sind relativ kürzer als bei *A. laricinus*, zu dessen Typus sie gehören; ob der Chlorophyllgehalt nach Innen abnimmt, war an dem Herbarienmaterial nicht zu entscheiden. Der von einer Lage Wasserzellen umgebene Centralcylinder ist mächtig, ich zählte auf einem Querschnitt 13 Gefässbündel, von denen die meisten peripherisch, einzelne aber

1) Auch in den später folgenden Figuren ist das Assimilationsparenchym durch einen dunkleren Thon hervorgehoben.

auch im Innern liegen. Das zwischen den Bündeln befindliche Grundgewebe besitzt stark verdickte Wände; die Wandverdickung nimmt von der Peripherie gegen das Innere etwas ab. Ein Unterschied im Bau der Cladodien von *A. aphyllus stipularis* besteht hauptsächlich nur darin, dass die Zellwände im Innern des Centralcylinders weit weniger verdickt sind. —

In Bezug auf den äusseren Habitus weicht *A. aphyllus* mit seinen immergrünen Dornen sehr erheblich von *A. officinalis* ab, der uns als Ausgangsform diente; wie in *A. microraphis*, *stellatus* und *Burchelli*, haben wir auch in *A. aphyllus* eine xeromorphe Anpassungsform zu erblicken. — In ganz anderer Richtung liegen die Abweichungen von

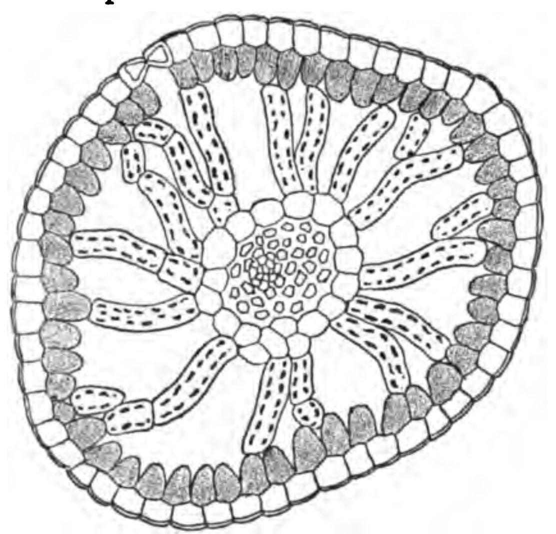


Fig. 8. *Asparagus retrofractus* $\left(\frac{1}{1}\right)$.

A. retrofractus (Fig. 8). Die Pflanze wächst am Cap, leider sind mir genauere Standortsangaben nicht bekannt geworden; dafür steht leicht lebendes Material zur Verfügung, da sie nicht selten als Zierpflanze in den Gewächshäusern gezogen wird. Es ist ein aufrechter Strauch, dessen Stämme durch Peridermabildung weisslich scheinen und sich oberwärts reichlich verzweigen. An den letzten Aesten sitzen Büschel nadelförmiger, cylindrischer, an der Basis etwas verdünnter Cladodien. Der Querschnitt eines solchen Cladodiums (Fig. 9) ergiebt eine in den Aussenwänden sehr wenig ver-

dickte Epidermis, darunter liegt eine einzige Schicht dichtstehender, kurz-zapfenförmiger, nach innen etwas konisch verschmälerter Assimilationszellen. Diese assimilirende Schicht ist mit den, den Centralcylinder einhüllenden Wasserzellen verbunden durch radial verlaufende, lang gestreckte, sehr locker gestellte Zellen mit einer geringeren Zahl von Chromatophoren, die deshalb als ein von der Assimilationsschicht deutlich abgesetztes Schwammparenchym zu bezeichnen sind. Der Centralcylinder besteht innerhalb der Wasserzellen lediglich aus einem axilen Gefässbündel.

Mit dieser Art stimmt überein die Structur der dreikantigen Cladodien des gleichfalls bei uns nicht selten kultivirten *A. crispus (decumbens)* vom Cap.



Eig. 9. *Asparagus retrofractus*,
Querschnitt eines Cladodiums $\left(\frac{330}{1}\right)$.

Die Zartheit der Epidermis und die grossen Luftlücken im Schwammparenchym, sowie die kurzzellige Palissadenzone scheinen darauf hinzudeuten, dass *A. retrofractus* und *crispus* dem Vorkommen an feuchten, schattigen Standorten angepasst sind. —

Ich möchte von neuem den *A. officinalis* zum Ausgangspunkt nehmen und daran die Betrachtung zweier Arten knüpfen, welche demselben sowohl in der Gestalt wie auch hinsichtlich der Structur der nadelförmigen Cladodien nahe stehen, indessen in ganz anderer Richtung wieder eine bemerkenswerthe Abwandlung des Typus bilden. Es sind dies *A. plumosus* und *tenuissimus*.

A. plumosus (Fig. 10). In Süd- und Ostafrika heimisch, bei uns häufig als Zierpflanze gezogen. Eine klimmende, reich verzweigte Staude, deren Primärstengel an seinem unteren Theil als Stacheln ausgebildete, nach der Stellung $\frac{3}{8}$ angeordnete Blätter trägt (Fig. 10, *4*), die in den oberen Theilen der Pflanze in häutige Schuppen übergehen. Die Eigenart der Pflanze besteht in ihrer

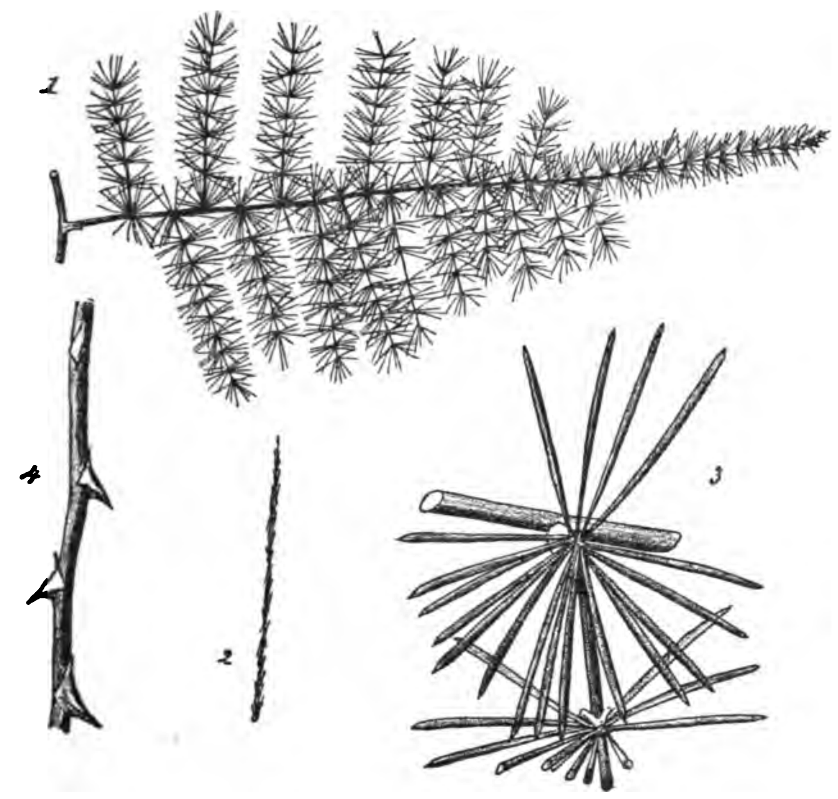


Fig. 10. ***Asparagus plumosus.***

1 Spross zweiter Ordnung in der Flächenansicht $\left(\frac{1}{1}\right)$; *2* Eine Fieder desselben um 90° gedreht $\left(\frac{1}{1}\right)$; *3* Zwei Cladodien-Büschel an der Basis eines Sprosses dritter Ordnung $\left(\frac{6}{1}\right)$; *4* Stück aus der Basis eines Sprosses erster Ordnung $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Verzweigung und der Lage der Cladodien, darauf beruht nicht nur die Zierlichkeit des Habitus, sondern auch botanisch wird *A. plumosus* dadurch zu einer der interessantesten Arten des Genus.

Trotz der $\frac{3}{8}$-Stellung der Blätter stellen sich nämlich unter normalen Wachsthumsbedingungen die Zweige in eine

Ebene, sie nehmen in ihrer weiteren Verästelung dadurch den Habitus eines Farnkrautwedels an (Fig. 10, *1*). Die an den Zweigen vorletzter und letzter Ordnung entspringenden Büschel von Cladodien vervollständigen diesen Aufbau. Von diesen cylindrischen, gegen die Basis verjüngten Cladodien (Fig. 10, *3*) wächst ein Theil aus der Deckschuppe gerade hervor, doch so, dass sie fächerförmig divergirend in die Ebene des ganzen Zweigsystems zu liegen kommen; ein anderer Theil der Cladodien desselben Büschels krümmt sich dicht über der Basis derart, dass auch sie, wenngleich in abweichender Richtung von den gerade gewachsenen Cladodien, sich in die Verzweigungsebene einstellen. Dadurch kommen alle Cladodien eines Zweigsystems in eine Ebene zu liegen, und denkt man sich eines der Fiederästchen der Fig. 10, *1* um 90° gedreht, so entsteht ein Profil, dem Fig. 10, 2 Ausdruck zu verleihen sucht. Von dem in der Fig. 10, *1* abgebildeten Zweigsystem tragen sowohl die Hauptachse wie auch die Seitenaxen Cladodien-Büschel; von den Vegetationspunkten, die in der Achsel eines Schuppenblattes zu Cladodien werden, wächst immer einer zu einem Fiederaste (Langtriebe) aus, der seinerseits wiederum Büschel von Cladodien trägt. In Fig. 10, *3* ist die Ursprungsstelle eines solchen Seitenastes dargestellt; der vollständige Büschel gehört der relativen Primärachse, der Büschel mit den theilweise abgebrochenen Cladodien der Seitenachse an; die Einstellung der Cladodien in die Hauptebene oder Assimilationsebene der Pflanze, wie man sie auch nennen könnte, ist namentlich bei dem ersten Büschel gut erkennbar.

Diese Verzweigung dient offenbar dazu, die Cladodien in eine Ebene zu bringen, so dass ein Hauptast einem gefiederten Blatte, ähnlich wird, dessen Fiedern in einer Ebene liegen, worin eine besondere Anpassung an die Assimilation erblickt werden muss.

Der Querschnitt der Cladodien zeigt einen durchaus radiären Bau (Fig. 11). Die Aussenwände der Epidermis sind sehr wenig verdickt. Darunter liegen palissadenförmige Assimilationszellen theils in einfacher Lage und dann keilförmig verlängert, theils einmal quer getheilt und entsprechend kürzer. Darunter folgt eine Schicht Wasserzellen, deren jede einen Krystall von Calciumoxalat enthält, endlich ein axiles Gefässbündel, das von mechanischen Zellen umgeben ist.

Ein Querschnitt durch die Achsen letzter Ordnung, denen die Cladodien-Fächer aufsitzen, unterscheidet sich vom Querschnitt des Cladodiums dadurch, dass unter der gleichfalls wenig verdickten

Epidermis drei Schichten rundlicher Chlorenchymzellen liegen, und der Centralcylinder aussen aus mechanischen Zellen, im Innern aus zartwandigem Grundgewebe mit mehreren eingestreuten Gefässbündeln besteht. Analog ist auch der Querschnitt älterer Achsen gebaut. Endlich sei noch erwähnt, dass die am unteren Theil der Hauptachsen vorhandenen Stacheln wesentlich aus Sklerenchymzellen bestehen, sie sind als die modificirte, spornartig ausgewachsene Blattbasis aufzufassen; oberwärts sind sie mit einer weisslichen Decke überzogen und anatomisch fest verbunden, dies Häutchen ist den Schuppenblättern der oberen Theile der Pflanze gleichwerthig.

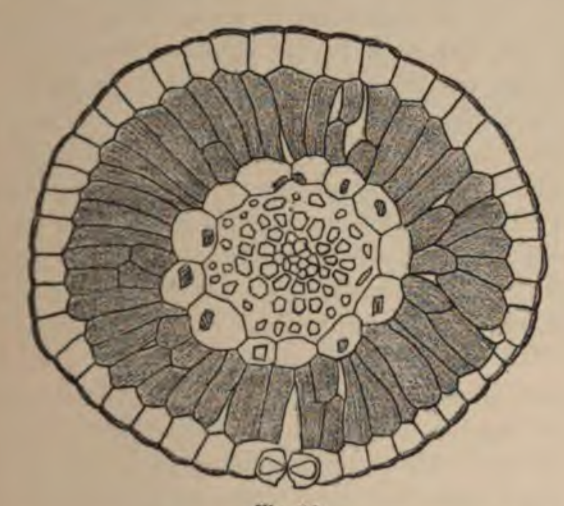


Fig. 11.
Asparagus plumosus, Querschnitt eines Cladodiums $\left(\frac{330}{1}\right)$.

A. plumosus ist dadurch so interessant, dass die eigentlichen Assimilationsorgane, die Cladodien, radiär gebaut sind, durch secundäre Lagenänderungen aber in ihrer Gesammtheit ein grosses bilaterales Assimilationsorgan höherer Ordnung bilden. — In Handelsgärtnereien findet man häufig unter dem Namen *A. plumosus nanus* eine Form, die noch auf ihren Specieswerth zu prüfen wäre, welche sich von der typischen Form dadurch unterscheidet, dass die Stengel niedrig bleiben, nicht klimmen und sich viel weniger verzweigen, so dass einer der geneigten Hauptsprosse schon einem Farnwedel ähnlich wird. Dagegen stehen Zweige und Cladodien in derselben scharfen Assimilationsebene, wie bei der Hauptform. —

Dass die elegante Einstellung der Fiederzweige und Cladodien von *A. plumosus* durch äussere Einflüsse bedingt wird, unterliegt keinem Zweifel, da sie sich künstlich abändern lässt. Es bleibt nur noch genauer festzustellen, wieweit das Licht und wieweit die Schwerkraft hierbei betheiligt sind. Das normale Verhalten der Pflanze ist, dass die Hauptachse aufwärts wächst, bei forma *typica* klimmend, bei forma *nana* unten gerade, oberwärts geneigt, und dass die farnwedelartigen Seitensprosse sich mit ihrer Hauptebene horizontal stellen, eine Stellung, die sowohl durch transversalen Heliotropismus wie durch transversalen Geotropismus hervorgerufen sein könnte, oder durch ein Zusammenwirken beider. Die Spitze der Hauptachse läuft schliesslich in einen Wedel von gleicher Beschaffenheit aus, der auch in die Horizontalebene einbiegt. Die einzelnen Wedel erscheinen sonach, wenigstens an der typischen Form, wie die Stufen einer um die Hauptachse sich emporbauenden Wendeltreppe. Ich hoffe bei späterer Gelegenheit über die Abhängigkeit dieses Gestaltungsprocesses von den äusseren Existenzbedingungen nähere Mittheilung machen zu können, da experimentelle Untersuchungen bei dieser vergleichenden Studie zunächst nicht in Aussicht genommen waren. Nur ein paar gelegentliche Beobachtungen mögen hier erwähnt sein. Von *A. plumosus* wurde einer der langen Hauptsprosse horizontal und parallel dem Satteldache eines niedrigen Gewächshauses gezogen. Die Wedel, wie ich der Kürze wegen sage, waren noch unentwickelt, doch bereits einige Centimeter lang; sie standen in $\frac{3}{8}$-Stellung nach allen Richtungen um die Achse erster Ordnung. Nun aber entwickelten sich die Achsen dritter Ordnung und die Cladodien-Büschel so, dass sie immer horizontal standen, dass ihre Ebenen also zu der Ebene der Fig. 10, *t* Winkel von 90° bildeten, wenn die Achse zweiter Ordnung gerade nach abwärts zeigte; auch die Spitze solcher Wedel bog sich in die Horizontalebene. Die seitlichen Fiedern der Wedel fielen mithin nicht in eine Ebene, sondern bildeten mit ihren Cladodien-Büscheln untereinander parallele und zwar horizontale Ebenen. Als die Hauptachse in der angegebenen Weise befestigt wurde, waren einige der nach unten gekehrten Wedel schon so weit entwickelt, dass nur die letzten Cladodien-Büschel der Fiederäste noch nicht ausgebildet waren. Die bereits fertigen Cladodien behielten wie die Fiederäste die ihnen zuertheilte Verticalstellung bei, während nur die letzten, im Wachsthum begriffenen Cladodien sich in die Horizontalebene bogen. Uebrigens traten auch bei den nach abwärts gekehrten,

noch unentwickelten Wedeln die Achsen dritter Ordnung mehrfach aus ihrer Hauptebene heraus und ordneten sich in Spiralstellung um die Achse zweiter Ordnung. Diejenigen Achsen zweiter Ordnung, die an dem horizontal gezogenen Sprosse sich erst neu bildeten, nahmen von vornherein durch Drehung eine solche Stellung ein, dass sie in annähernd gleichem Niveau liegende horizontale Hauptebenen bildeten. —

Sämlinge beobachtete ich nur von *A. plumosus nanus*. Dieselben verzweigten sich frühzeitig und nahmen dabei gleich den für die Art charakteristischen plagiotropen Wuchs an. Bis Ende August jedoch haben die im Oberlicht eines hellen Kulturkastens gezogenen Pflänzchen ihre Cladodien noch keineswegs in eine Horizontalebene eingestellt, sondern dieselben stehen nach Art des *A. officinalis* rings um die Achse herum nach allen Seiten gerichtet.

Die Jugendform von *A. plumosus* entspricht in der Stellung der Cladodien also dem Grundtypus der Gattung, wie er in *A. officinalis* vorliegt, die erwachsene Form dieser Art ist abgeleitet. Wie Sämling und grosse Pflanze der phyllodinen Acacien einen bemerkenswerthen morphologischen Gegensatz bilden, so verhalten sich Sämling und entwickelte Pflanze von *A. plumosus* gegensätzlich in der Reactionsfähigkeit ihrer Cladodien gegen äussere Einflüsse. —

A. tenuissimus (Fig. 12, *1*). Unter diesem Namen findet sich in den Handelsgärtnereien eine Art mit langem, klimmendem Stengel, welche dem *A. plumosus* nahe steht, aber doch wohl specifisch von demselben verschieden sein dürfte; in Baker's Monographie ist sie nicht erwähnt, ihr Vaterland unbekannt. Die Blätter am unteren Theile der Hauptachse sind auch zu Stacheln umgebildet, deren Stellung ich an mehreren Exemplaren zu $\frac{2}{5}$ bestimmte. Die Aeste zweiter Ordnung besitzen insofern einen *A. plumosus* ähnlichen Aufbau, als ihre unteren Zweige länger sind, die oberen rasch kürzer werden, und sie sich dabei auch mehr weniger in eine Ebene zu stellen suchen, doch nie so scharf, wie bei *A. plumosus*. Diese Aeste stellen sich bei Gewächshauskulturen mit Oberlicht annähernd horizontal ein. Die Cladodien sind etwas länger und dünner, als bei *plumosus*, und wenn sie auch die Tendenz zeigen, sich mehr weniger in die „Assimilationsebene" der Zweige hineinzubiegen, so geschieht es doch selten in der Vollständigkeit, wie bei *A. plumosus*, nicht selten stehen sie nach allen Richtungen. Eine und dieselbe Pflanze zeigt in dieser Hinsicht bedeutende Abweichungen an verschiedenen

Aesten, im Allgemeinen scheint die Regel zu gelten, dass die Cladodien an im Winter gebildeten Sprossen mehr unregelmässig stehen, an Sommertrieben mehr in einer Ebene, woraus zu schliessen wäre, dass eine grössere Lichtmenge die bilaterale Ausprägung des ganzen Assimilationssystems hervorruft.

In Fig. 12, *2* ist ein Querschnitt eines Cladodiums gezeichnet. Er gleicht demjenigen von *A. plumosus*, doch ist durchweg nur eine Schicht keilförmiger Palissaden vorhanden. In den das Gefässbündel umgebenden Wasserzellen liegt je ein Oxalatkrystall. —

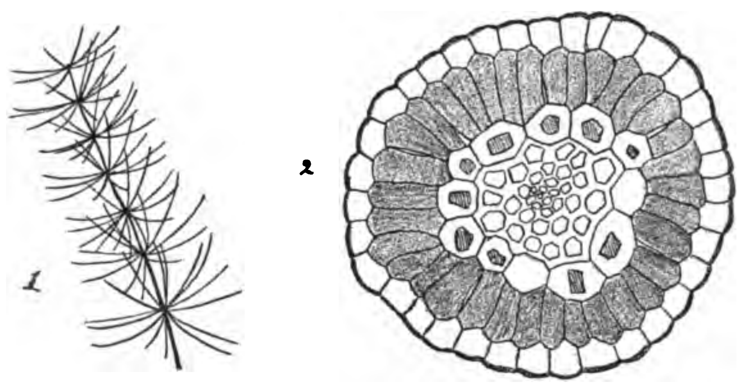


Fig. 12. *Asparagus tenuissimus.* *1* Zweigspitze $\left(\frac{1}{1}\right)$; *2* Durchschnitt eines Cladodiums $\left(\frac{330}{1}\right)$.

Während bei den vorstehend besprochenen Arten von *Asparagus* das assimilirende Areal ganz vorwiegend auf die Cladodien entfiel, bilden die folgenden beiden Arten dazu den schärfsten Gegensatz, insofern sie gar keine Cladodien entwickeln; ich beschliesse mit ihnen diese Auswahl von Beispielen aus den mit radiären Assimilationsorganen ausgerüsteten Arten von *Asparagus.*

A. denudatus (Fig. 13, *1*). Aufrechter, ästiger Halbstrauch vom Cap. An den grünen, der Cladodien entbehrenden Zweigen finden sich kleine Schuppenblätter, in deren Achseln Blüthenstiele entspringen können. Der Querschnitt eines der dünnsten Zweige ergiebt eine Epidermis mit sehr stark verdickten Aussenwänden, darunter liegen 3—5 Schichten zartwandigen Chlorenchyms, dessen äussere Lagen etwas radial verlängert sind. Der Centralcylinder besteht aussen aus einem mechanischen Gewebe mit sehr stark verdickten Wänden, im Innern ist das Grundgewebe zwischen den Gefässbündeln grosszelliger und viel weniger dickwandig.

A. cuscutoides (Fig. 13, 2). Eine zarte, verzweigte, windende Pflanze, gleichfalls vom Cap, wo sie nach Baker, l. c., p. 606 „in saxosis aridis ad ripas fluminus Gariep“ wächst. Sie ist völlig cladodienlos, die Aeste entspringen in den Achseln häutiger Schuppen. Der Querschnitt zeigt eine Epidermis mit stark verdickten Aussenwänden, dann ein Paar Chlorenchymschichten, deren äussere Zellen etwas palissadenförmig gestreckt sind, endlich einen Centralcylinder, dessen Elemente etwas weniger verdickt sind, wie bei *A. denudatus*.

In diesen beiden Arten ist das Problem der Xeromorphose auf ganz andere Weise gelöst, als bei *A. stellatus*, *Burchelli* und *aphyllus*. —

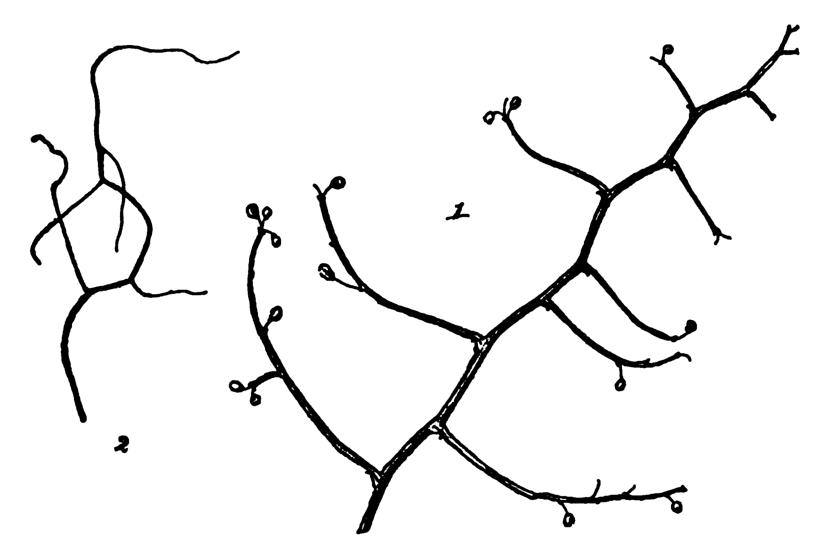


Fig. 13. *1 Asparagus denudatus*, mit Blüthenknospen $\left(\frac{1}{1}\right)$; *2 A. cuscutoides* $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Ich reihe an diese Beispiele von Arten mit radiären Assimilationsorganen einige andere mit bilateralem Bau der Cladodien.

A. pseudo-racemosus (Fig. 14). Mit diesem Namen bezeichne ich einen Spargel, der im Berliner Museum unter dem Namen einer Form von *A. racemosus* liegt, aber von dieser allerdings vielgestaltigen Art specifisch verschieden sein dürfte. Die von mir untersuchten Formen des *A. racemosus* besitzen eine Epidermis, deren innere und äussere Wände ziemlich gleich stark verdickt sind, so dass nur die

antiklinen Wände unverdickt bleiben. Der Querschnitt der Cladodien ist dreikantig, das Assimilationsgewebe besteht aus ziemlich langgestreckten, schmalen Palissaden, soweit das schlecht aufweichende Material dies erkennen liess. *A. pseudo-racemosus* hingegen besitzt flache, kurz schwertförmige Cladodien, der Querschnitt ist ein langgezogenes, unten abgestutztes Oval; seine Structur isolateral. Die Epidermis ist nur in den Aussenwänden, und auch hier ziemlich wenig verdickt, dabei sind ihre Zellen auf der oberen zugeschärften und auf der unteren abgestutzten Kante relativ sehr gross, an den breiten Flanken viel kleiner. Darunter liegen 1—2 Schichten mässig gestreckter Palissadenzellen, das übrige Innere des Cladodiums wird zum grössten Theile eingenommen von farblosem, vielleicht auch nur sehr chlorophyllarmem Parenchym, dessen Zellen ziemlich isodiametrisch und theils grösser, theils kleiner sind. Der von Wasserzellen umgebene Centralcylinder zeigte drei Gefässbündel, dazwischen mechanisches Gewebe; er liegt ziemlich genau in der Mitte des Cladodiums. — Die Pflanze trug die Bezeichnung: Südostafrika, Pondoland; leg. Bachmann, 1887/88, No. 257.



Fig. 14. *Asparagus pseudo-racemosus* $\left(\frac{1}{1}\right)$.

A. striatus (Fig. 15). Kleiner Halbstrauch vom Cap mit grossen, lanzettlichen, aufrechten Cladodien.

Der Querschnitt derselben ist isolateral. Die Aussenwände der Epidermis sind überaus stark verdickt, danach scheint die Pflanze xerophyt zu sein. Unter der Oberhaut liegt ein zweischichtiges Palissadenparenchym, dann folgt eine breite Lage farbloser parenchymatischer Zellen, die das ganze Innere des Cladodiums einnimmt, und deren Zellwände theils mehr, theils weniger verdickt sind; einige der am Aussenrande, aber auch ganz in der Mittelschicht gelegene Zellen dieses farblosen Grundgewebes sind zartwandig. Dicht unter dem Chlorenchym liegen beiderseit Gefässbündel, die nach aussen durch eine Sichel von Bastfasern gestützt sind; in den Kanten des Cladodiums sind diese Bastfasergruppen besonders stark. Zwischen diesen mechanisch bewehrten Gefässbündeln liegen, gleichfalls dicht unter dem Clorenchym, hier und da kleinere Bündel ohne Fasern; in der Fig. 16 ist keines dieser kleinen Bündel gezeichnet.

Das ganze innerhalb des Chlorenchyms gelegene Gewebe ist jedenfalls einem flach gedrückten Centralcylinder gleich zu setzen. Unverkennbar erinnert dieser Bau des Cladodiums von *A. striatus* an den Bau bandförmiger Lilaceen-Blätter, z. B. von *Dasylirion acrotriche*. Nicht nur die Gestalt, sondern auch die Structur solcher Blätter wird von diesen, der Assimilation dienenden Kurztrieben angenommen.

A. Sprengeri (Fig. 17, *1*). Das Vaterland der Pflanze ist unbekannt, sie wird aber gegenwärtig häufig kultivirt; als ihr Autor gilt Regel. Muthmasslich dürfte sie dem südöstlichen Afrika entstammen. Die Art bildet lange, verzweigte schlaffe Stengel mit flachen, lineal-lanzettlichen Cladodien zu 2—5 im Büschel. Die untersten Cladodien der Sämlinge besitzen schon die gleiche Gestalt.



Fig. 15. *Asparagus striatus* $\left(\frac{1}{1}\right)$.

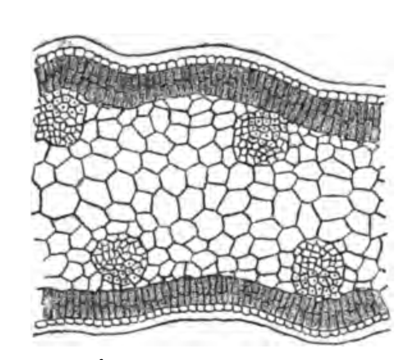


Fig. 16. *Asparagus striatus*; mittlerer Theil des Querschnittes eines Cladodiums $\left(\frac{100}{1}\right)$.

Die Cladodien stehen mit ihrer Fläche horizontal. Sie sind der Länge nach von einem Nerven durchzogen, der äusserlich nicht hervortritt. Die Epidermis erweist sich in der Flächenansicht beider Seiten von gleicher Beschaffenheit, ihre Zellen sind in der Richtung der Längsausdehnung der Cladodien beträchtlich verlängert. Spaltöffnungen finden sich beiderseits, doch nur über der Mittelrippe.

Der Querschnitt zeigt eine im Wesentlichen isolaterale Structur (Fig. 18). Die Epidermis beider Seiten hat die Aussenwände kaum verdickt; zu beiden Seiten des Mittelnervs sind die Zellen verhältnissmässig klein, sie werden in den Flügeln bedeutend

grösser, am äussersten Rande haben sie etwa die dreifache lineare Grösse der gezeichneten; am Rande sind die Aussenwände auch stärker verdickt und zugleich gebuckelt.

Das innere Gewebe zeigt eine scharfe Differenzirung. Unter der Epidermis beider Seiten liegen kurze Assimilationszellen. Bei

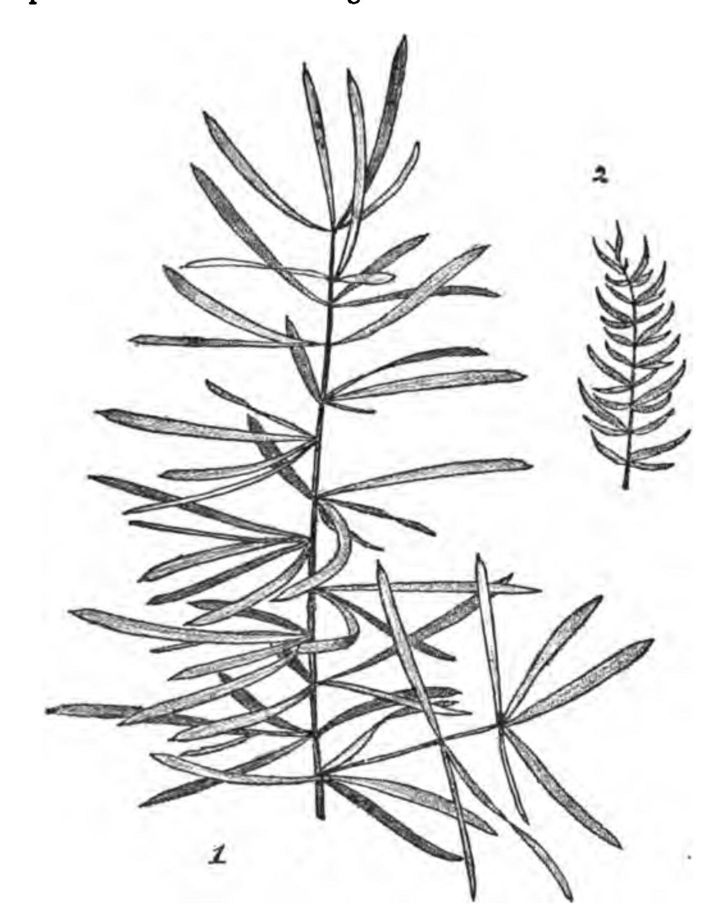


Fig. 17, *1. Asparagus Sprengeri* $\left(\frac{1}{1}\right)$; *2 A. scandens* $\left(\frac{1}{1}\right)$.

dem Cladodium, dem das gezeichnete Präparat entnommen, waren diese Zellen auf der Unterseite ein wenig kürzer, an den Schnitten aus anderen Cladodien war keine Verschiedenheit beider Seiten erkennbar. An diese eigentlichen Assimilationszellen schliessen sich chlorophyllärmere, sehr locker gewebte Schwammzellen von verschiedener Gestalt und Grösse. Diese Zellen streichen in den

Flügeln des Cladodiums vorwiegend gleichlaufend mit den Oberflächen, in der Mittelrippe strahlen sie mehr vertical gegen die Assimilationsschicht. Wie sehr ihre Gestalt und ihre Richtung auch wechseln möge, so tritt doch unverkennbar die Tendenz dieser Zellen hervor, flüssige Assimilate aus der Subepidermalschicht nach den Wasserzellen des Centralcylinders hin abzuleiten. Ueberall treten ihre Reihen mit den Assimilationszellen in Berührung, was

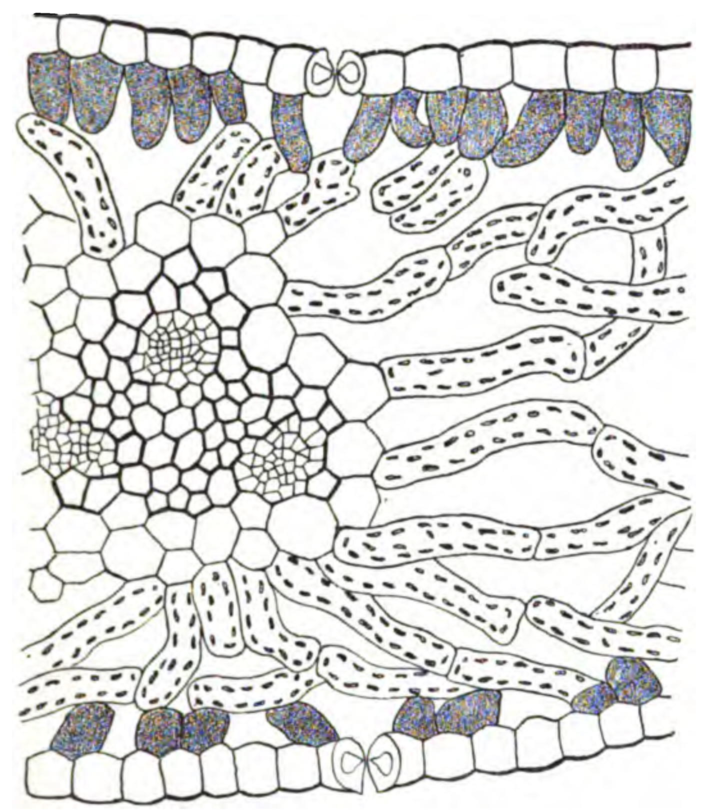


Fig. 18. *Asparagus Sprengeri.* Stück aus der Mitte des Querschnittes eines Cladodiums $\left(\frac{330}{1}\right)$.

in der einen einzigen Querschnitt darstellenden Fig. 18 nicht ganz zum Ausdruck gelangen konnte, bei wechselnd höherer und tieferer Einstellung eines etwas dickeren Schnittes aber auf das Deutlichste hervortritt. Die Structur der Cladodien von *A. Sprengeri* ist in dieser Hinsicht so vollkommen, dass sie den schönsten Beispielen der entsprechenden Structur dikotyler Laubblätter an die Seite tritt (vergl. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie, II. Aufl., 1896, p. 246 ff.).

Lehrreich ist auch die Betrachtung eines durch Austreiben der Luft durchsichtig gemachten Blattes in der Flächenansicht, wobei Ober- und Unterseite im Wesentlichen übereinstimmen. Die Assimilationszellen der Mittelrippe erscheinen hier ziemlich rundlich, d. h. kreisförmig, während die der Flügel quer zur Cladodien-Achse gestreckt sind; keineswegs schliessen aber diese Assimilationszellen überall gleichförmig dicht zusammen, wie es das Palissadenparenchym der Blätter zu thun pflegt, sondern sie bilden ein Netzwerk mit Zwischenräumen. Stellt man dann noch tiefer ein, so zeigt sich, dass die in den Flügeln quer zur Cladodien-Achse streichenden Zellen des Schwammparenchyms Platten bilden, die von grösseren Intercellular-Spalten getrennt sind. Nur bei einem so überaus lockeren Bau des Gewebes erscheint es verständlich, dass die Flügel des Cladodiums ganz ohne Spaltöffnungen sind.

Der im Mittelnerv verlaufende Centralcylinder ist zunächst von einer Scheide farbloser Wasserzellen umgeben, an welche nach aussen die Zellen des Schwammparenchyms sich anschliessen. Im Innern fand ich drei Gefässbündel, die durch farbloses Grundgewebe mit wenig verdickten Wänden verbunden sind. Diese Gefässbündel kehren ihr Xylem gegen die Achse des Centralcylinders, das Phloëm entsprechend nach aussen.

Der Querschnitt des tief gefurchten Stengels zeigt das Bild eines siebenstrahligen Sterns. Nur auf der First der Kanten sind die Aussenwände der hier sehr grosszelligen Epidermis etwas verdickt und gebuckelt; in den Furchen sind sie viel kleinzelliger, und nur hier liegt in jeder Furche eine Längsreihe von Spaltöffnungen. Unter der Epidermis befindet sich eine Schicht von Assimilationszellen, dieselben grenzen in den Furchen unmittelbar an die Wasserzellen des Centralcylinders, in den Strahlen des Sterns, d. h. den Leisten des Stengels sind sie durch Schwammzellen mit ihnen verbunden. Der Centralcylinder ist im Querschnitt kreisrund, auf die ziemlich kleinen Wasserzellen folgt eine schmale Schicht dickwandiger mechanischer Elemente, dann zartwandiges Grundgewebe, dem die zerstreuten Gefässbündel eingebettet sind.

Asparagus Sprengeri macht durch die Beschaffenheit der Oberhaut und das überaus lockere Gefüge des chlorophyllhaltigen Grundgewebes den Eindruck einer Pflanze, die an feuchten und schattigen Standorten zu Hause ist. Es ist daher beachtenswerth, dass der Stengel trotzdem einen Bau besitzt, wie wir ihn ganz ähnlich bei xerophilen Genisteen in grosser Ausdehnung antreffen. Offenbar

hat in beiden Fällen die Bildung der tiefen Rillen am Stengel die Bedeutung, die assimilirende Oberfläche desselben zu vergrössern.

A. scandens (Fig. 17, 2). Wächst in Wäldern am Cap, mir leider nur getrocknet bekannt geworden. Stengel krautartig, stielrund, schlaff, kletternd. Cladodien lineallanzettlich, etwas sichelförmig gebogen, zart, mit einer Mittelrippe. Der histologische Aufbau liess sich nicht mit Sicherheit feststellen.

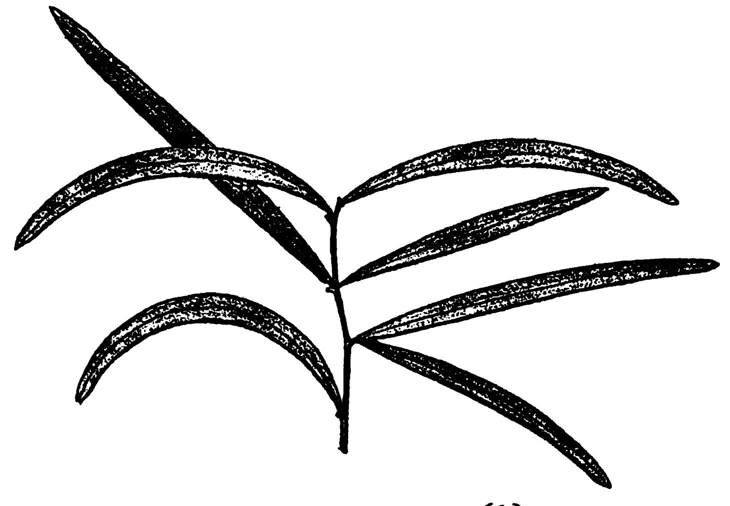


Fig. 19. *Asparagus falcatus* $\left(\frac{1}{1}\right)$.

A. falcatus (Fig. 19). Staude aus Ceylon, Zanzibar und dem südöstlichen Afrika mit langen, herabhängenden, stielrunden Zweigen und grossen, lineallanzettlichen, einzeln oder zu 2—3 beisammenstehenden Cladodien, die von einer Mittelrippe durchzogen werden. — Der anatomische Bau des Cladodiums ist im Wesentlichen der gleiche wie bei *A. Sprengeri*, dem die Art überhaupt nahe steht, nur sind die Zellen der Oberhaut überall gleich gross, Spaltöffnungen finden sich beiderseits auch auf den Flügeln des Cladodiums, nicht bloss über der Mittelrippe, und das Schwammparenchym ist dichter gewebt als bei *A. Sprengeri*.

A. medeoloides (Fig. 20). Diese besonders interessante Art wächst in Südafrika, findet sich jedoch allgemein verbreitet in Kultur. Wegen der breiten Cladodien hat man auf sie, *A. Kraussii* und *A. undulatus*, eine besondere Gattung, *Myrsiphyllum*, ge-

gründet; dieselbe ist aber mit Recht wieder eingezogen worden, weil der Blüthenbau keine nennenswerthen Abweichungen von *Asparagus* zeigt.

Die Pflanze ist krautartig mit langen, windenden Zweigen, der Stengel stielrund. Die Cladodien sind eiförmig-zugespitzt und stehen einzeln; am untersten Theil der Pflanze entspringen sie direct an der Primärachse aus den Achseln zarter Schuppenblätter, höher hinauf entwickeln sich erst gestreckte Achsen zweiter Ordnung einzeln oder zu 2—3 in der Achsel einer Schuppe, entsprechen also in dieser Beziehung der Büschelstellung der Cladodien bei den meisten anderen Arten. Die Blüthenstiele entspringen einzeln oder zu zweien der gleichen Blattachsel wie die Cladodien, und zwar an deren Unterseite. — Auch die Keimpflanze trägt nur kleine Schuppenblätter, und die Erstlings-Cladodien sind von den späteren nicht verschieden.

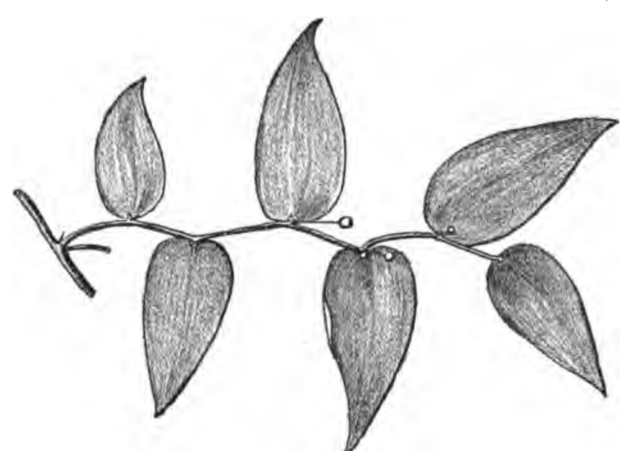


Fig. 20. *Asparagus medeoloides.*
Seitenzweig von unten gesehen, mit Blüthenknospen $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Das Cladodium zeigt eine grössere Zahl feiner Längsnerven, die nach Art der Nerven im Monokotylenblatt verlaufen und hier und da durch Quercommissuren miteinander verbunden sind, besonders im oberen Theile. Die Cladodien stehen mehr weniger rizontal, die Unterseite unterscheidet sich von der oberen durch tere Färbung. Dieser äusserlichen Dorsiventralität entspricht innere Bau; die Structur der Gewebe ist so ausgesprochen cial, dass dadurch diese Cladodien sich den extrem bifacial ge- ten Blättern anschliessen (Fig. 21).

Die Epidermis beider Flächen ist zartwandig, die Zellen der Oberseite sind ein wenig grösser. Spaltöffnungen finden sich nur auf der Unterseite. Nur die den Rand einnehmenden Epidermiszellen sind darin von den übrigen abweichend, dass sie stark verdickte und gebuckelte Wände haben, eine Einrichtung von offenbar mechanischem Werth.

Unter der Epidermis der Oberseite liegt eine einfache, selten doppelte Schicht zapfenförmiger, zum Theil nach innen etwas verjüngter Palissadenzellen. Auf sie folgen äusserst lockere Schwammparenchymzellen, die sich vorwiegend quer zur Nervatur strecken, aber auch verzweigt oder anders gerichtet sein können. Auf der Unterseite reicht dies Schwammparenchym bis unmittelbar an die Epidermis. Jeder Nerv wird von einem einzigen, von einer Schicht Wasserzellen umgebenen Gefässbündel gebildet.

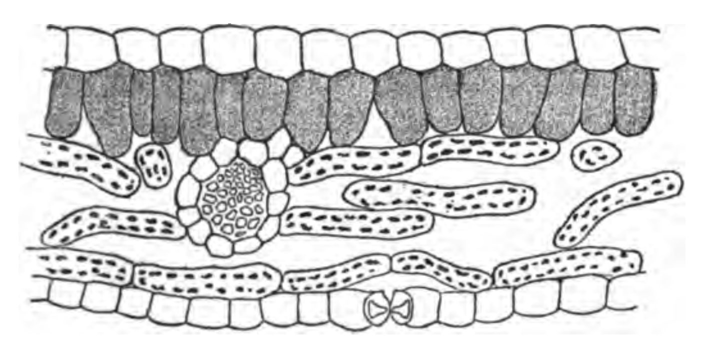


Fig. 21. *Asparagus medeoloides.*
Stück aus dem Querschnitt eines Cladodiums $\left(\frac{330}{1}\right)$.

Der Querschnitt eines Stengels ist kreisrund, die Aussenwände der Epidermis sind mässig verdickt. Unter der Epidermis liegen gewöhnlich drei Schichten rundlicher, chlorophyllhaltiger Zellen, dann folgt eine ziemlich kleinzellige Lage von Wasserzellen. Die peripheren Schichten des Centralcylinders sind mechanisch verdickt. Das innere Grundgewebe ist zartwandig, darin liegen zerstreut die verhältnissmässig grossen Gefässbündel, deren Phloëm nach aussen gekehrt ist und von dem nach innen gekehrten Xylem hufeisenförmig umgeben wird; doch scheint mir auf der Innenseite dieses von Gefässen gebildeten Hufeisens noch ein kleiner, zweiter Phloëmtheil vorhanden zu sein, wenigstens vermag ich das sich hier findende kleinzellige Gewebe nicht anders zu deuten. —

Die beiden folgenden Arten gehören gleichfalls zur Section *Myrsiphyllum.*

A. Kraussii (Fig. 22, *1*). Vom Cap. Krautartig, mit windenden Zweigen und lanzettlichen Cladodien. Die Epidermis beider Seiten besitzt kaum verdickte Aussenwände, Spaltöffnungen finden sich nur auf der Unterseite. Unter der Epidermis der Oberseite liegen zwei Schichten Palissadenzellen, deren äussere ziemlich lang gestreckt ist; unter der Epidermis der Unterseite liegt eine einfache Schicht kurzer Assimilationszellen, das Innere des Cladodiums wird von ähnlichem Schwammparenchym eingenommen, wie bei *A. medeoloides*, dem auch die Gefässbündel eingesenkt sind. Mit der Mehrzahl der Gefässbündel sind starke Beläge mechanischer Fasern verbunden.

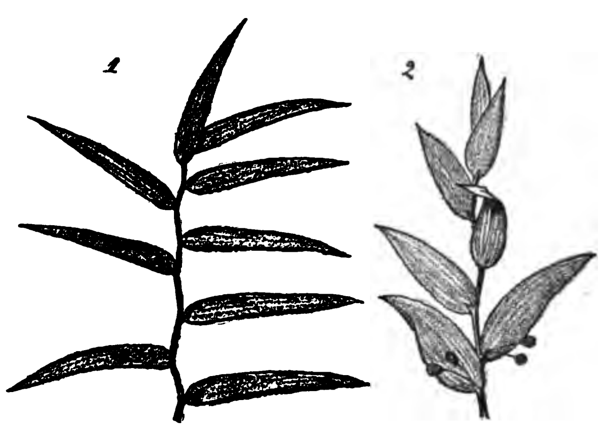


Fig. 22. *1 Asparagus Kraussii* $\left(\frac{1}{1}\right)$; *2 A. undulatus* $\left(\frac{1}{1}\right)$.

A. undulatus (Fig. 22, 2). Kleiner, aufrechter, an dürren Stellen des Caplandes wachsender Halbstrauch. Die Cladodien sind nur noch wenig bifacial gebaut. Die Epidermis, deren Aussenwände namentlich auf der Oberseite ziemlich stark verdickt und gebuckelt sind, trägt beiderseits Spaltöffnungen. Oberseits finden sich zwei Lagen gestreckter Palissadenzellen, unterseits 1—2 Lagen etwas kürzerer Palissaden. In der Mitte liegt Schwammparenchym; die Gefässbündel sind mit zum Theil sehr kräftigen Fasergruppen ausgerüstet. Die xeromorphe Ausprägung des *Myrsiphyllum*-Typus dürfte in den Merkmalen dieser Art deutlich hervortreten.

II.

Danae.

Danae racemosa. Die Pflanze wächst in Kleinasien, am Kaukasus, in Nordpersien. Der in Fig. 23 gezeichnete Spross trägt in den Achseln dünnhäutiger, farbloser Schuppenblätter flache, breitlanzettliche Cladodien und endet in einen traubenförmigen Blüthen-



Fig. 23. *Danae racemosa* $\left(\frac{1}{1}\right)$.

stand. Dieser Spross ist Seitenzweig einer mit zahlreichen derartigen Aesten besetzten gestreckten, oberirdischen Hauptachse. Die Secundärsprosse entspringen an der Primärachse gleichfalls in den Achseln farbloser Schuppenblätter. Lässt man die oberirdischen Primärachsen sich im Dunkeln entwickeln, so verlängern sich ihre Internodien stärker als am Licht, während die Internodien der Secundärachsen ganz verkürzt bleiben und mit den gleichfalls ganz

klein bleibenden, doch flach ausgebildeten Cladodien eine in der Höhlung der Schuppenblätter steckende Knospe darstellen. In dieser unterbleibenden Entwickelung bei Ausschluss des Lichtes entspricht daher ein Spross, wie er in Fig. 23 gezeichnet wurde, dem Verhalten eines Einzelblattes an einem etiolirten dikotylen Laubspross.

Die von mir ausgesäeten Samen haben leider nicht gekeimt; nach den darüber in der Literatur vorliegenden Notizen tragen auch die Keimpflanzen nur Niederblätter und Cladodien.

Von grossem Interesse ist aber die Beobachtung Askenasy's[1]), wonach zuweilen an den austreibenden Primärsprossen älterer Pflanzen oberhalb der ersten scheidenförmigen Niederblätter „einige Blätter mit langem Stiel und eiförmiger, grüner Spreite, die etwa wie *Convallaria*-Blätter aussehen", sich bilden. — Man wird geneigt sein, diese anomalen Laubblätter als Rückschlagsbildungen anzusehen, welche auf die Abstammung der Rusceen von laubblatttragenden Liliaceen hinweisen.

In anatomischer Hinsicht[2]) ist das Folgende zu bemerken. Der cylindrische Stengel eines Secundärsprosses trägt eine Epidermis mit ziemlich stark verdickten Aussenwänden. Darunter zeigt der Querschnitt 3—4 Schichten kleiner rundlicher Assimilationszellen mit dicht stehenden Chlorophyllkörpern; der Längsschnitt ergiebt, dass diese Zellen etwa 3—4 mal so lang als breit sind, parallel zur Stengelachse gestreckt. Innerhalb dieses Gürtels von eigentlichem Assimilationsgewebe finden sich kleinere Parenchymzellen mit geringerem Chlorophyllgehalt, welcher dem des Schwammparenchyms entspricht. Dies Schwammgewebe, wie ich es nennen will, bildet ein sich gegen den Centralcylinder erstreckendes Netzwerk, dessen Maschen von grösseren, dünnwandigen, farblosen Zellen eingenommen werden, die bei den übrigen Rusceen wiederkehren, und die ich auch hier Wasserzellen nennen will, ohne damit in Abrede stellen zu wollen, dass dieselben auch zur Speicherung oder Leitung anderer Stoffe als des Wassers dienen können. Der Centralcylinder selbst ist von einer Schicht chlorophyllhaltiger Schwammzellen umgeben. Im Centralcylinder, welchem die Gefässbündel eingebettet

1) l. c., p. 22.

2) Anatomische Untersuchungen über die Cladodien der Rusceen wurden von Van Tieghem im Bulletin de la Soc. botan. de France, tome 31 (1884) veröffentlicht, die mir aber nur aus der Erwähnung bei Celakovsky (l. c., p. 55) bekannt geworden sind.

sind, ist das peripherische Grundgewebe kleinzellig und sehr dickwandig, das centrale grosszelliger mit weniger stark verdickten Wänden. In den einzelnen Gefässbündeln ist das Xylem nach innen, das Phloëm nach aussen gekehrt.

Die Cladodien, deren grüner Farbenton dem des Stengels gleicht, sind im Wesentlichen isolateral gebaut. Die Aussenwände der Epidermis sind mässig verdickt, Spaltöffnungen finden sich beiderseits. Unterhalb der Epidermis liegen 3—4 Schichten tiefgrüner Assimilationszellen, welche senkrecht zu den längslaufenden Gefässbündeln des Cladodiums gestreckt sind; sie sind also querverlängert zur Längsausdehnung der Cladodien, und übertrifft die Länge der Zellen ihren Querdurchmesser meist um das Doppelte bis Dreifache. Zwischen den Längsseiten dieser Assimilationszellen verlaufen ziemlich breite, spaltenförmige Intercellulargänge. Das Assimilationsgewebe beider Seiten des Cladodiums wird von einander geschieden durch 1—2 Schichten grosser, farbloser, fast kugeliger Wasserzellen, durch die sich hier und da eine Brücke von chlorophyllärmeren und kleineren Schwammparenchymzellen hindurchzieht. Solche Zellen umgeben auch die Gefässbündel, die in einer einfachen Lage und in beträchtlichem Abstande von einander der Mittelschicht des Cladodiums eingebettet sind. Von der Epidermis sind sie durch mehrere, von den Wasserzellen durch eine Schicht grüner Zellen getrennt. In den Gefässbündeln liegt das Xylem auf der dem Stengel zugekehrten, das Phloëm auf der dem Stengel abgekehrten Seite der Cladodien, so dass auch in dieser Hinsicht ein Cladodium sich wie ein Blatt zu verhalten scheint.

Ruscus.

Ruscus aculeatus (Fig. 24, *1*). Die lanzettlichen Cladodien dieses süd- und westeuropäischen Strauches stehen in den Achseln zarter, häutiger Schuppenblätter und sind gewöhnlich durch eine Drehung der Basis mehr weniger vertical gestellt. Der Anlage nach ist ihre Flächenausdehnung aber horizontal zur Stengelachse orientirt, und das Cladodium ist insofern bifacial gebaut, als es auf der Unterseite eine hervortretende, von der Basis bis zur Spitze durchlaufende Mittelrippe zeigt, während eine solche Mittelrippe auf der morphologischen Oberseite von der Basis etwa nur bis zur Hälfte oder bis zu einem Drittel der Höhe des Cladodiums aufsteigt,

endigen. Oberhalb dieser Endigung steht dann bei blüthentragenden Cladodien eine kleine häutige Bractee, in deren Achsel sich eine oder zwei Blüthen entwickeln, so dass man sagen könnte, die Mittelrippe der Oberseite läuft in einen Blüthenstand aus. Ausnahmsweise beobachtete ich an der Stelle dieser trockenhäutigen Bractee ein grünes, lineales, stachelspitziges Gebilde von 1 mm Breite und etwa 10 mm Länge, das nach seiner Stellung einem Blatt entsprechen würde und durch sein chlorenchymhaltiges Gewebe an die grünen Deckblätter von *Ruscus Hypoglossum* erinnert.

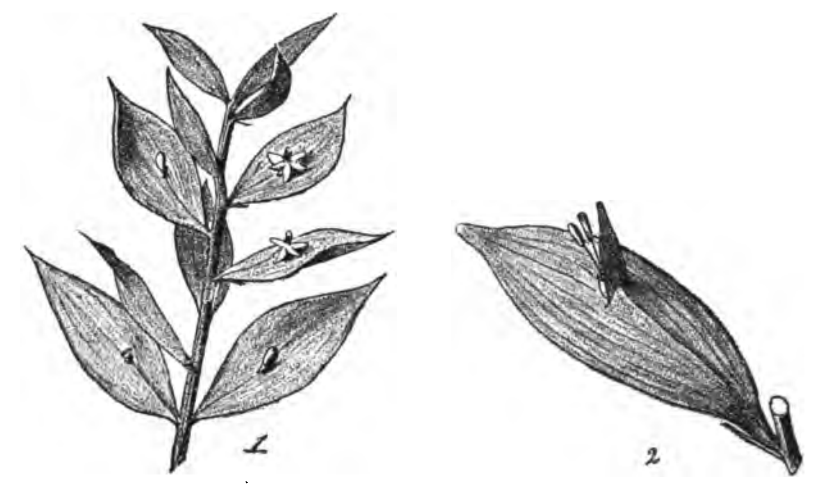


Fig. 24. *1 Ruscus aculeatus*; *2 R. Hypoglossum.*

Diese abnormen, in der Substanz mit den Cladodien übereinstimmenden Deckblätter, in deren Achseln ich aber niemals einen Blüthenstand sah, bilden anscheinend die Fortsetzung der Mittelrippe der Oberseite des Cladodiums, ein Anschein, der noch durch den Umstand verstärkt wird, dass ein solches Gebilde an seiner Basis auf der hohen Kante steht, dann aber sich umbiegt, bis seine Fläche der des Cladodiums parallel liegt, wobei es mit letzterem auf der einen Seite weiter hinauf verwachsen erscheint, als auf der anderen.

Der Stengel besitzt eine Epidermis mit ziemlich stark verdickten Aussenwänden und etwas eingesenkten Spaltöffnungen. Darunter zeigt der Querschnitt 3—4 Schichten rundlicher Assimilationszellen. Zwischen diesen und dem Centralcylinder findet sich ein netzartiger Verband chlorophyllärmerer, als Schwammparenchym zu bezeichnender Zellen, dessen Maschen von grossen Wasserzellen ausgefüllt

werden; unmittelbar an den Centralcylinder grenzt eine Lage Schwammparenchymzellen. Der Centralcylinder besteht aus farblosem Grundgewebe und eingebetteten Gefässbündeln; im peripherischen Grundgewebe sind die Zellen kleiner und sehr dickwandig, im centralen Gewebe weiter, weniger verdickt. In den Gefässbündeln ist das Xylem nach innen, das Phloëm nach aussen gekehrt.

Die Cladodien sind von einer Epidermis bekleidet, welche derjenigen des Stengels entspricht und beiderseits Spaltöffnungen enthält. Darunter liegen beiderseits 3—4 Schichten ziemlich isodiametrischer Assimilationszellen, diejenigen der morphologischen Unterseite sind ein wenig lockerer gefügt als die der Oberseite, erheblich ist der Unterschied nicht. In der Mitte des Cladodiums verläuft eine einfache, seltener zwei- bis dreifache Schicht grosser Wasserzellen, die in gewissen Abständen von Platten kleinerer Schwammzellen unterbrochen wird; letztere entsprechen dem Netzwerke im Stengel. In der oberseits hervortretenden Mittelrippe unterhalb des Blüthenstandes befindet sich ein Centralcylinder mit stark verdicktem Grundgewebe und etwa sechs Gefässbündeln; um diesen Centralcylinder schliesst sich ein Netz von Schwammparenchym ähnlich wie im Stengel. Abgesehen von dieser „Mittelrippe“ liegen die von einer starken Sklerenchymscheide umgebenen Gefässbündel in der Mittelschicht der Cladodien, unmittelbar von einer Lage kleiner chlorophyllhaltiger Schwammzellen umgeben, das Xylem ist nach oben, das Phloëm nach unten gekehrt.

Von den abnormen grünen Bracteen wurde ein Exemplar untersucht, dessen Breitenausdehnung der ganzen Länge nach vertical zur Cladodium-Fläche stand; die dem Cladodium zugekehrte Seite war abgeplattet, die Gegenseite bildete einen scharfen Rand. Die Epidermis trug allseitig Spaltöffnungen. Darunter lagen rings 3—4 Schichten rundlicher, ziemlich dicht stehender Assimilationszellen, innerhalb davon Schwammzellen und einige grössere Wasserzellen. Zwei Gefässbündel waren diesem Gewebe eingebettet, das eine dem Cladodium zugekehrt, das andere ihm abgewandt, die beide verbindende Ebene stand also senkrecht zum Cladodium. Dabei war das Phloëm des inneren Gefässbündels dem Cladodium zugekehrt, das des äusseren ihm abgewandt. Es ist wohl fraglich, ob dies an Stelle eines schuppenförmigen Hochblattes stehende Gebilde als ein Blatt anzusehen ist und nicht vielmehr als eine Duplicatur, eine Abspaltung des Cladodiums, bei deren Ausbildung

das entsprechende Blatt ganz unterdrückt wurde. Eine Abnormität liegt unter allen Umständen vor.

R. Hypoglossum (Fig. 24, 2). Aus dem unterirdischen Rhizom entwickeln sich Sprosse mit Niederblättern, deren Achseln die breiten, eiförmigen Cladodien entspringen. Auf der Oberseite, etwas über der Mitte, findet sich auf diesen Cladodien eine mit breiter Basis entspringende Bractee, in deren Achsel ein kleiner Blüthenstand steht. Diese Bractee, von der nach abwärts eine stärker hervortretende Rippe auf dem Cladodium hinläuft, hat dieselbe lederartige Beschaffenheit und die gleiche grüne Färbung wie das Cladodium, weicht also darin erheblich von dem gleichen Organ des *R. aculeatus* ab.

Der Querschnitt des Stengels zeigt unter der mässig verdickten Epidermis 1—2 Schichten rundlicher Assimilationszellen mit dicht stehenden Chromatophoren, die auch auf dem Längsschnitte ziemlich isodiametrisch sind. Darauf folgt ein netzförmig angeordnetes Schwammparenchym, dessen Zellen im Längsschnitte theilweise etwas gestreckt erscheinen. Die Maschen des Netzwerkes werden von grossen farblosen Wasserzellen ausgefüllt, die auch auf dem Längsschnitte nur wenig länger als breit sind. Dann folgt der Centralcylinder mit den eingestreuten Gefässbündeln, dessen Grundgewebe nur in der Peripherie stark verdickte Wände besitzt, während im Innern die Zellen zartwandig und dabei theils grösser, theils kleiner sind. Besonders der Längsschnitt zeigt deutlich, dass die kleineren Zellen auch ihrerseits ein zusammenhängendes Netzwerk bilden und spärliche, kleine Chlorophyllkörner enthalten.

Das Cladodium ist im Allgemeinen demjenigen von *R. aculeatus* ähnlich gebaut. Ein Querschnitt durch die Basis eines Cladodiums, welches drei stärker hervortretende Nerven besass, ergab, dass diese Nerven von Gewebecomplexen gebildet werden, welche dem Centralcylinder des Stengels entsprechen; es liegen also drei solcher „Centralcylinder" nebeneinander. Links und rechts von denselben liegen zwei einfache Gefässbündel. Dem Centralcylinder des Mittelnerven sind 12 Gefässbündel eingelagert, die peripherischen Grundgewebszellen sind stark verdickt, die centralen zartwandig; die seitlichen stärkeren Nerven enthalten sieben beziehungsweise sechs Gefässbündel und im Centrum nur ganz wenige zartwandige Zellen. Der Mittelnerv läuft bis zur Bractee hinauf. Dicht unterhalb derselben enthielt er auf dem Querschnitte eines anderen

Exemplares 6 Gefässbündel; seitlich davon liegen in der Mitte des flachen Cladodiums dann einzelne Gefässbündel in gewissen Abständen. Ein Schnitt oberhalb der Bractee beziehungsweise des Blüthenstandes ergab nur einfache Gefässbündel, deren Phloëm der morphologischen Unterseite, deren Xylem der Oberseite des Cladodiums zugekehrt ist.

Das unter der Epidermis gelegene Chlorenchym ist auf der Ober- und Unterseite ziemlich gleichförmig entwickelt; es besteht aus 2—3 Schichten mehr weniger isodiametrischer Zellen, nur sind die der Oberseite theilweise ein wenig senkrecht zur Epidermis gestreckt, also ein Ansatz zur Palissadenbildung. In der Mittelschicht des Cladodiums finden sich grosse Wasserzellen, die von Schwammparenchym-Platten in gewissen Abständen durchsetzt werden; auch um die Gefässbündel herum liegen Schwammzellen.

Die grüne Bractee erweist sich auf dem Querschnitte ebenso gebaut wie das Cladodium; in den Gefässbündeln liegt das Phloëm auf der dem Cladodium abgewandten Seite. —

Der mit dieser Art gemeinsam vorkommende *R. Hypophyllum* unterscheidet sich dadurch, dass die Bractee trockenhäutig ist wie bei *R. aculeatus* und gewöhnlich der Unterseite der Cladodien entspringt.

Semele.

Semele androgyna. Die auf den canarischen Inseln wachsende Pflanze treibt windende, reich verzweigte Stengel. Die grossen eiförmigen oder eilanzettlichen Cladodien stehen in den Achseln farbloser Schuppenblätter und tragen am Rande kleine Blüthenstände (Fig. 25).

Die Cladodien sind der Länge nach von Nerven durchzogen wie typische monokotyle Blätter. Bei blüthentragenden Cladodien zeigt sich der von der Basis bis zu dem untersten, in der Achsel eines häutigen Schuppenblattes stehenden Blüthenstande nahe dem Rande verlaufende Nerv bedeutend verstärkt; stehen darüber noch höher inserirte Blüthenbüschel, so setzt sich der verstärkte Nerv nunmehr ganz nahe dem Rande auch bis zu diesen fort, um oberhalb derselben zu erlöschen. Sterile Cladodien zeigen keine solche stärkere Nerven, wenn auch alle grösseren Nerven (alle diejenigen, welche in Fig. 25 angedeutet sind) auf der einen Seite des Cladodiums ein wenig hervortreten.

Diese Seite ist die morphologisch untere, d. h. die der Deckschuppe zugekehrte. Indessen hatten an dem von mir untersuchten Exemplar der Pflanze sämmtliche Cladodien durch eine Drehung des kurzen Stiels ihre morphologische Unterseite nach oben gewendet. Dabei hatte sich eine anatomisch bifaciale Structur ausgebildet derart, dass die ursprüngliche Oberseite zur Unterseite und die Unterseite zur Oberseite geworden war; der Unterschied gab sich schon für das unbewaffnete Auge dadurch zu erkennen, dass die thatsächliche Unterseite (also die morphologische Oberseite) heller gefärbt war.

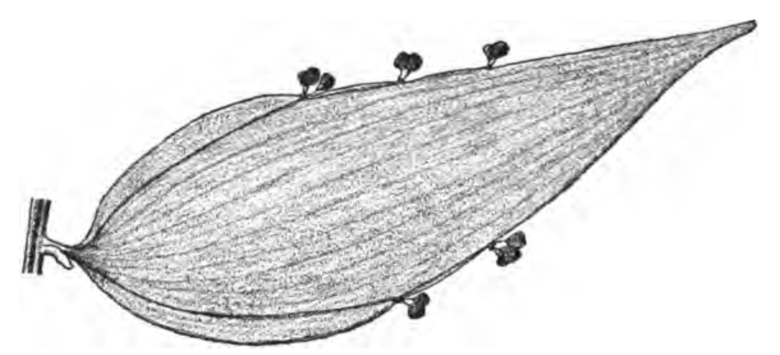


Fig. 25.
Semele androgyna. Blüthen tragendes Cladodium $\left(\frac{1}{1}\right)$.

Der Querschnitt des Stengels ergiebt eine mässig verdickte Epidermis, unter welcher 1—3 Schichten rundlicher, etwas in Richtung der Achse gestreckter Assimilationszellen liegen. Darauf folgen einige Schichten von etwas länger gestreckten Zellen mit geringerem Chlorophyllgehalt und dann ein Centralcylinder, dessen periphere Zellen mechanisch verdickt, dessen centrale ziemlich zartwandig sind; beiden Geweben des Centralcylinders sind die Gefässbündel eingebettet, deren Phloëm nach aussen gekehrt ist.

Die Cladodien zeigen auf dem Querschnitt einen bifacialen Bau. Die Epidermis ist beiderseits mässig verdickt, aber während sie auf der Unterseite sehr zahlreiche Spaltöffnungen trägt, fehlen diese der Oberseite gänzlich oder kommen hier doch nur vereinzelt vor. Unter der Epidermis der Oberseite liegen 3—4 Schichten Assimilationszellen, die bald isodiametrisch, bald etwas verlängert erscheinen, d. h. zur Längsrichtung des Cladodiums etwas quer gestreckt; auf dem Längsschnitt erscheinen sie ganz überwiegend iso-

diametrisch. Unter dem Assimilationsparenchym liegt eine Schicht Schwammzellen; 3—4 Schichten Schwammparenchym liegen auch unter der Epidermis der Unterseite, während die Mitte des Cladodiums von den Gefässbündeln und farblosen Wasserzellen eingenommen wird, die theils fast kugelig, theils etwas länglich sind, und deren Lage hier und da von Schwammzellen unterbrochen wird. Die Gefässbündel besitzen das Phloëm auf der Unterseite, das Xylem auf der Oberseite, die grösseren sind beiderseits von starken Bastsicheln eingefasst. Der dicke Nerv unterhalb eines Blüthenbüschels besteht aus einem Centralcylinder, dessen stark verdicktem Grundgewebe 5—6 Gefässbündel eingebettet sind. —

Während die Keimpflanzen von *Danae* und *Ruscus* nur Schuppenblätter hervorbringen, in deren Achseln sogleich Cladodien auftreten, ist *Semele androgyna* dadurch bemerkenswerth, dass die Keimpflanze zunächst eine Anzahl grosser, gestielter Laubblätter trägt, und dass erst auf sie die Cladodien folgen. Die Keimpflanze von *Semele* verhält sich also wie die von Askenasy beobachteten abnormen Sprosse von *Danae racemosa.*

Diese interessante Thatsache ist von Alexander Braun beobachtet worden, welcher in den Sitzungsberichten der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin am 20. December 1859 darüber berichtete. Es heisst daselbst:

„Herr Braun legte ferner eine junge Pflanze von *Ruscus androgynus* vor, im botanischen Garten aus canarischem Samen erzogen, welche zeigt, dass diese Pflanze in ihrer frühen Periode über 4 Zoll lange, gestielte, breitlanzettförmige Laubblätter trägt, während in der ganzen späteren Lebenszeit nur noch Schuppenblätter und Phyllocladien vorkommen."

Die junge Pflanze, auf welche sich diese Notiz A. Braun's bezieht, ist noch in seinem Herbarium vorhanden und bringt die nachstehende Fig. 26 von derselben unter Weglassung des einen der beiden cladodientragenden Sprosse eine um die Hälfte verkleinerte Abbildung. Es fand sich dazu noch folgende handschriftliche Bemerkung A. Braun's[1]): „Acht grosse Laubblätter nach den Kotyledonen in annähernd $\frac{1}{2}$, oblong, langgestielt, unten mit Scheide, die zart membranöse Ränder hat. Dann folgt ein Scheidenblatt, das noch eine kleine Blattspitze hat; 10 ein grösseres drei-

---

1) Pflanze und Notizen wurden mir freundlichst zugänglich gemacht durch Herrn Prof. Engler.

eckiges Scheidenblatt, 11 ebenso, 12 schmaler, länger. Von hier an verdünnt und verlängert sich die Hauptachse und trägt noch



Fig. 26. *Semele androgyna.* Junge Samenpflanze mit 8 grundständigen Laubblättern, im Herb. A. Braun aufbewahrt $\left(\frac{1}{2}\right)$.

drei kleine, entfernte Scheidenblätter (13—15). In 9, 10, 11 sind Knospen, die den Rücken des scheidenartigen Mutterblattes durchbrechen. — (Das Stöckchen sieht aus wie eine kleine *Cordyline*)“.

Von einem der grundständigen Laubblätter dieser Samenpflanze wurde ein Stückchen aufgeweicht und der Querschnitt untersucht. Das Blatt zeigt im Mesophyll einen unverkennbar bifacialen Bau. Unter der Epidermis der Oberseite liegen 3—4 Schichten von Assimilationszellen mit dichtgelagerten Chromatophoren, die etwas quer zur Längsrichtung des Blattes gestreckt sind, durchschnittlich doppelt so lang als breit. Auf der Unterseite findet sich ein chlorophyllärmeres Schwammparenchym mit ähnlich gestalteten Zellen, in der Mitte 1—2 Lagen farbloser Wasserzellen, hier und da von Schwammparenchymplatten unterbrochen. Die Gefässbündel liegen in der Mittelschicht des Blattes, ihr Verlauf ist aus der Längsstreifung der Zeichnung ersichtlich; sie tragen namentlich auf der Unterseite mässige Bastsicheln und kehren das Xylem nach oben, das Phloëm nach unten.

Bei der auffallenden Aehnlichkeit dieser Laubblätter mit denjenigen von *Cordyline* erschien es wünschenswerth, den Querschnitt einer Blattspreite der allgemein kultivirten *Cordyline terminalis* zu vergleichen. Es ergab sich eine ganz ähnliche Structur des chlorophyllhaltigen Parenchyms. Unter der Epidermis der Oberseite liegen 4—5 Schichten Assimilationszellen, die etwas quer zur Längsachse des Blattes verlängert sind; ein chlorophyllarmes Schwammparenchym nimmt die untere Blattseite ein, dazwischen einige grössere, farblose Zellen. Die beiderseits von Bastsicheln umscheideten Gefässbündel kehren das Phloëm nach unten, das Xylem nach oben; sie sind von der Epidermis beiderseits nur durch je eine Schicht kleiner farbloser Zellen getrennt, während sie in den Blättern von *Semele* oben durch 2—3, unten durch eine bis drei Schichten chlorophyllhaltiger Zellen von der Oberhaut geschieden werden. Immerhin sind diese Verschiedenheiten nicht sehr erheblich.

Besonders bemerkenswerth erscheint die weitgehende Uebereinstimmung in der histologischen Structur der Laubblätter und der Cladodien von *Semele*. Die Cladodien, welche an der älteren Pflanze die Laubblätter ersetzen, sind denselben nicht nur hinsichtlich der äusseren Form, sondern auch im inneren Bau äusserst ähnlich geworden. Es sind zu Blättern umgewandelte Zweige, was sich allerdings auch von den Cladodien aller übrigen Arten dieser Pflanzengruppe sagen lässt.

Danae und *Semele* dürften die älteren, *Ruscus* der jüngste Typus dieser Pflanzengruppe sein. Dafür spricht auch die Thatsache, dass die ersteren beiden Gattungen sechs, *Ruscus* aber nur drei Staubgefässe besitzen.

III.

Wir mühen uns nach Kräften um das Problem, die Gestalten der Pflanzen causal zu erklären. Die Kühnheit dieser Aufgabe lässt nichts zu wünschen übrig; nur wird eine kühle Erwägung aller in Betracht kommenden Umstände die Erwartung auf einen vollen Erfolg nicht allzuhoch spannen, und die Skepsis wird geneigt sein, die Arbeit in dieser Richtung für einen Titanenversuch zu halten. Gleichwohl darf nicht verkannt werden, dass in dem Problem eine mächtige Anregung zu vorwärtsdringender Forschung liegt, die uns bereits eine grosse Zahl werthvoller Kenntnisse eingebracht hat. Und wenn schliesslich die ganze Lösung der Aufgabe nach der gewöhnlich angewandten Methode des Satzes vom zureichenden Grunde scheitern sollte, so werden aus all' den angestellten Versuchen doch wichtige Erkenntnisse gewonnen werden, manche auch noch auf der Grundlage des Satzes vom ausgeschlossenen Dritten sich ergeben. —

Es kommt vor allem in Betracht, was wir unter erklären verstehen wollen. Ich glaube, man darf nicht viel weiter gehen, als von der Erklärung eine genaue Beschreibung zu fordern, eine Beschreibung, die namentlich in unbekannten Erscheinungscomplexen Analogien zu bekannten Thatsachen nachweist. In diese Beschreibung der Erscheinungen sind auch die Bedingungen ihres Geschehens aufzunehmen; und wenn wir dahin die Aufgabe der „Causalerklärung“ einschränken, so dürfte hiergegen kaum ein Bedenken erhoben werden können. Damit fügen wir uns aber dem Satze: Erklären ist Beschreiben.

Denn ich glaube, wenn wir ganz ehrlich gegen uns selbst sind, müssen wir zugestehen, dass in unserer „Causalforschung“ ein gutes Stück Anthropomorphismus steckt. Das Causalitätsbedürfniss ist eine Brille, die wir bei unserer Naturbetrachtung niemals abzusetzen vermögen; allein es bleibt eine Brille. Dieser menschliche Zug, dem die leidenschaftslose Natur in eherner Ruhe gegenüber steht, steckt uns so tief im Blute, dass wir ihm immer folgen werden, und wo die Beobachtung zu seiner Befriedigung nicht ausreicht, da beginnen wir zu grübeln und unser Nachdenken anzuspannen. Die Causalität ist und bleibt aber eine Anschauungsform des Menschen.

In diesem Sinne möchte ich hier den Faden wieder aufnehmen, den ich am Schlusse meiner Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen fallen liess.

Um einmal philologisch zu reden, so ist die Pflanzenwelt der Text, den die Wissenschaft interpretiren soll. Jedes solche Streben nach Erklärung bringt aber die Gefahr mit sich, dass wir keineswegs immer eine wirkliche Erklärung aus der Natur herauslesen, sondern nicht selten eine Scheinerklärung in unsern Text hineininterpretiren. Was ist nicht alles in die Natur hineingetragen worden, von den Micellen bis zum Idioplasma und den Determinanten! Ich erkenne es ganz und voll an, dass Beobachtung und Nachdenken die beiden gleichberechtigten Arbeitsmittel der Wissenschaft sind; aber während die Beobachtung überall, wo sie anwendbar, auch im Rechte ist, bedarf es vorurtheilsloser und strenger Selbstkritik, um auf den durch Beobachtung gewonnenen Fundamenten durch Nachdenken einen Bau zu errichten, der als Abbild der Wirklichkeit nahe kommt.

Die Entwickelungslehre, zu der ich dasjenige rechne, was man „causale Morphologie" nennt, hat die Bedingungen der organischen Gestaltung darzulegen. Wenn man sich doch entschliessen könnte, statt „Ursache" das Wort „Bedingung" zu gebrauchen, wie förderlich würde dies zur Klärung der Anschauungen sein! Ich erkenne gern an, dass in neuester Zeit häufiger von Bedingungen an Stelle von Ursachen gesprochen wird; es sollte dies aber noch mehr geschehen, und das Wort Ursache nur dort Anwendung finden, wo sein Sinn ein ganz zweifelsfreier ist. Ich erinnere an den Ausspruch von Lotze[1]: „Im Ganzen ist der gewöhnliche Begriff von Ursache und Wirkung nur ein grobes Beispiel jenes nothwendigen Gesetzes, das uns Veränderungen an Bedingungen knüpfen heisst."

Die Veränderungen sind es, welche in der Morphologie besonders interessiren; die Veränderung der Objecte nacheinander in der Ontogenie — die Veränderung der Gestalten nebeneinander in der Mannigfaltigkeit der Organismen.

Neben der Thatsache des ersten Auftretens von Protoplasma an der Erdoberfläche gehört die Mannigfaltigkeit in der Ausprägung der Pflanzen und Thiere zu den grössten Räthseln, die uns umgeben. Wir suchen sie uns verständlich zu machen, indem wir ihre Entstehung einem Processe zuschreiben, welcher bis zu einem gewissen Grade der unserer Beobachtung zugänglichen Ontogenie analog verlaufen ist. Wir haben uns in diese Vorstellung so sehr hineingedacht, dass sie unsere morphologischen Betrachtungen geradezu

1) Mikrokosmos II, p. 303.

beherrscht; und weil die Phylogenese sich in ihren Einzelheiten nicht beweisen lässt, so hat sie für uns, d. h. die Biologen der Gegenwart, den Character eines Axioms angenommen. Ob sie auch einer fernen Zukunft als Axiom gelten wird, oder ob man Anlass haben wird, sie auf den Werth eines Dogmas oder einer Hypothese zu degradiren; oder ob es einmal gelingen wird, sie zu beweisen, das lässt sich in der Gegenwart nicht übersehen.

Aber auch in der Ontogenie, deren äusserer Verlauf uns vor Augen liegt und gleichfalls in einer Mannigfaltigkeit von Formen zu Tage tritt, sind uns die entscheidenden Triebfedern verborgen. Die physiologische Analyse lehrt zunächst wohl eine Reihe verschiedener Entwickelungsbedingungen kennen. In den Keimanlagen selbst liegt eine Serie solcher Bedingungen; in der Wechselwirkung der Theile des werdenden Organismus eine zweite, in der Aussenwelt eine dritte. Auf jeder Entwickelungsstufe — die ihrerseits wieder Folge der nächstvorhergehenden ist — müssen sich aber nicht nur die Wechselbeziehungen der Theile untereinander, sondern auch die mit der Aussenwelt und die mit den im Keime schlummernden Impulsen in besonderer Weise geltend machen.

„Der gegenwärtige Zustand eines Organismus", sagt K. E. von Baer [1]), „ist nur durch die vorhergehenden möglich geworden, sowie der künftige nur durch den gegenwärtigen möglich wird." In klarster Weise ist aber alles, worauf es hier ankommt, von Lotze zusammengefasst und ausgesprochen worden, und da meines Wissens von den Botanikern diese Aeusserungen des scharfsinnigen Denkers bislang nicht berücksichtigt wurden, so erscheint es nützlich, sie im Wortlaut und vollständig hier wiederzugeben:

„Man weiss", sagt Lotze [2]), „wie zur Hervorbringung eines Ereignisses stets mancherlei zusammenwirkende Ursachen gehören, alle gleich unentbehrlich, aber doch sonst verschieden an Werth. Häufig ist es möglich, eine einzige unter ihnen, weil durch sie fast ausschliesslich die ganze Form des herauskommenden Erfolges bestimmt wird, mit dem Namen der Ursache auszuzeichnen, die andern aber als Mitursachen zu behandeln, die theils als erregende Reize, wie wir meinen, die schon fertige, aber noch schlummernde Folge erwecken, theils, und dies ist der richtigere Ausdruck auch für diesen Fall, noch fehlende Bedingungen hinzufügen oder Hinder-

1) Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften, p. 52 (1876).

2) Mikrokosmos II, p. 270 (dritte Aufl. 1878).

nisse der Entfaltung beseitigen. So verlangt der Keim der Pflanze als Mitursachen seines Aufgehens viele: sie alle helfen jedoch nur das entwickeln, was vorbestimmt und vorbezeichnet ist durch die Summe aller hier unbestimmt zu lassenden Eigenschaften des Keimes, auf denen sein Bildungstrieb beruht. Aber ohne die Anregung, die ihm von der Einwirkung dieser äusseren Reize kommt, würde jener Trieb stets unausgeführt bleiben, und selbst im Falle solcher Einwirkung bestimmt er selbst für sich allein doch nur die erste momentane unendlich kleine Aenderung, welche der Zustand des Keimes erfahren muss. Die ganze Mannigfaltigkeit der verschiedenen Vegetationsphasen dagegen erzeugt sich nur in einer bestimmten Reihenfolge und nur dadurch, das in jedem Augenblick auf den eben vorhandenen Zustand des Keimes und auf die Geschwindigkeit und Richtung, mit der die eben in ihm vorgehenden Bewegungen ihn über diesen Zustand hinauszutreiben suchen, von neuem die Einwirkung der äusseren Mitursachen geschieht. Nicht nur die Anlage zu einer bestimmten Blüthen- und Fruchtform, die wir gemeinhin in dem Samenkorn schon vorhanden denken, erzeugt sich erst an einem bestimmten Punkte seiner Entwickelung, sondern überhaupt jede Anlage zu der Gestaltung des nächsten Augenblickes wird erst in dem jetzigen Augenblick durch den vorhandenen Gesammtzustand und die Summe der neu einwirkenden Bedingungen hervorgebracht. Aber so gewiss auch jeder zweite Schritt der Entwickelung nur dadurch gelingt, dass der bildsame Keim sich so, wie er durch den ersten Schritt verändert worden ist, der mitbestimmenden Kraft der Reize von neuem darbietet, so haben wir dennoch ein Recht, die ganze Reihenfolge seiner Entfaltungen seiner ursprünglichen Natur zuzurechnen. Nur dafür hat er zu sorgen, dass das Gewicht, welches er vermöge dieser Natur zur Begründung der Form jener ersten Umbildung in die Wagschale warf, ein entscheidendes ist, so dass die Gewalt der äusseren Reize zwar wohl seine Entwickelung ganz unterdrücken, aber so lange sie fortgeht, sie nicht in eine fremde Bahn ablenken kann. Seinen ursprünglichen Zustand sowie jede seiner späteren Umbildungen müssen die äusseren Bedingungen stets als die Hauptursache für die zu bestimmende Form des nächsten Augenblicks anerkennen, sich selbst aber als helfende Kräfte der Verwirklichung derselben unterordnen. Von dem ganzen Bildungstriebe des Keimes wird daher in jedem einzelnen Augenblicke nur ein so grosser und so beschaffener Theil als wirksame Kraft auftreten können, wie ihn

eben die gerade jetzt geschehende Wechselwirkung zwischen dem Endzustande des vorigen Augenblickes und den neuen Bedingungen des jetzigen motivirt und auslöst; aber diese verschiedenen Wirksamkeiten werden sich zu einer Reihenfolge in sich zusammenstimmender Entwickelungsthätigkeiten verknüpfen, weil durch sie alle hindurch die ursprüngliche Tendenz des Keimes die massgebende Gewalt bleibt. So geschieht es einerseits, dass aller Bildungstrieb der Pflanze nichts helfen würde, wenn sie ungeduldig wäre, Früchte vor der Blüthe zu treiben; aber andererseits geschieht es dadurch auch, dass der Keim der Eiche wieder Eichen treibt und nie durch die Umstände zur Buche verwandelt wird." —

Diese Anschauungen werden die Grundlage bilden müssen für jeden Erklärungsversuch der ontogenetischen wie der phylogenetischen Formen-Mannigfaltigkeit, wenn solcher Versuch ein Minimum von Hypothesen anstrebt. Darauf hinzuarbeiten, ist unsere Aufgabe, die wir nur lösen können, wenn wir uns frei von Vorurtheilen und Einseitigkeiten zu halten wissen; denn die Erscheinungen sind allemal verwickelter, als wir anfänglich glauben.

IV.

Wie eine geheimnissvolle Schrift in Chiffern erscheinen uns die Asparageen, sobald wir versuchen, uns die Bedingungen ihrer Entstehung klar zu machen. Wenn man bisher die Gattung *Asparagus* mit den Rusceen zusammenthut, so gründet sich diese Combination ausser auf die Beerenfrucht wohl lediglich darauf, dass bei allen diesen Pflanzen besondere Assimilationsorgane nur als Cladodien vorkommen. Indessen halte ich eine enge Verwandtschaft beider Gruppen für zweifelhaft. Dass beide, *Asparagus* und *Ruscus* im weiteren Sinne, von beerentragenden Liliaceen abzuleiten sind, die lediglich mit Laubblättern assimilirten, dürfte nicht angefochten werden. Allein das Auftreten *Cordyline*-artiger Laubblätter an Sämlingen von *Semele androgyna* wie gelegentlich an der Basis der Sprosse von *Danae racemosa* deutet wohl mit Entschiedenheit darauf hin, dass die Phylembryonen der Rusceen in die Verwandtschaft von *Cordyline* gehörten; dagegen halte ich die Zugehörigkeit von *Asparagus* zu den Convallarieen für wahrscheinlicher. Dass der Ersatz von Laubblättern durch Cladodien zweimal und unabhängig von einander vor sich gegangen ist, sollte kein Befremden erregen,

da analoge Erscheinungen sich vielfach im Pflanzenreiche wiederholen, ich erinnere nur an die Kannen von *Nepenthes* und *Cephalotus*, an die Organisation der Blätter von *Drosera* und *Pinguicula*, an *Monotropa* und *Epipogon*; es liessen sich leicht zahllose weitere Beispiele beibringen.

Auch *Asparagus medeoloides* scheint mir keineswegs geeignet, als Bindeglied von *Asparagus* mit den Rusceen zu dienen, da es durch den Blüthenbau ganz zu ersterer Gattung gehört. Wenn wir die sämmtlichen *Asparagi* auf die beiden Grundtypen von *A. officinalis* und *A. medeoloides* zurückführen, so ist, falls nicht beide unabhängig von einander entstanden sein sollten, wofür ich kein Argument auffinden kann, also bei Annahme eines monophyletischen Ursprunges der Gattung *Asparagus* meines Erachtens der *officinalis*-Typus als der ursprüngliche, der *medeoloides*-Typus als der abgeleitete anzusehen. Ich stimme Celakovsky zu, wenn er auf die Homologie der Cladodien mit Blüthenstielen hinweist. In der That lässt sich die Entstehung der Nadelbüschel am leichtesten so vorstellen, dass bei den Phylembryonen von *Asparagus* in den Büscheln gestielter Blüthen ein Vergrünungsprocess eintrat, der zur Bildung der assimilirenden Nadel führte, und dass in Correlation damit die bis dahin als Assimilationsorgane functionirt habenden Laubblätter sich auf farblose Niederblätter reducirten. Diese Nadeln, ursprünglich in Homologie zu den Blüthenstielen dem radiären Binsentypus angehörig, verbreiterten sich dann in den Cladodien von *A. Sprengeri* und *falcatus* zu schmalen Platten in verringerter Anzahl, während zuletzt in *A. medeoloides* eine einzelne, völlig dorsiventrale, breite Plattenform resultirte, welche darin wieder zu der typischen Blattform der Convallarieen zurückkehrt. Eine Bewegung im Zickzack, wie sie gewiss häufig genug im Laufe der Phylogenie vorgekommen ist.

Natürlich wollte ich hiermit nicht sagen, dass ich mir *A. Sprengeri, falcatus, medeoloides* etc. aus *A. officinalis* entstanden denke, sondern nur, dass die historische Grundform aller Arten zum Typus des *A. officinalis* gehört haben dürfte.

Eine vollständige Phylogenie der Arten von *Asparagus* theoretisch zu construiren, ist zur Zeit unmöglich, weil es an einer befriedigenden systematischen Bearbeitung des Genus fehlt. Die Arbeit von Baker ist unzulänglich, schon darum, weil sie den anatomischen Bau unberücksichtigt lässt, der zum Theil gute Species-Merkmale liefern wird, für manche Arten s[illegible] in der



Epidermis. Hier mögen daher auch nur die von mir angeführten Beispiele eine kurze Besprechung finden.

Zunächst treten in den Arten Verschiedenheiten hervor, die auf eine Anpassung an feuchten oder trocknen Standort hinweisen. *A. officinalis* und viele andere sind Wiesenpflanzen, ihre Assimilationsorgane gehören zum Binsentypus von radiärem Querschnitte; eine interessante Modification stellt *A. plumosus* dar, bei welcher die Gesammtheit der radiären Nadeln durch ihre Stellung ein bilaterales, plattenförmiges Assimilationsorgan höherer Ordnung aufbaut; verbunden sind beide Extreme durch *A. tenuissimus*. Anpassungen an feuchten, schattigen Standort scheinen nach der Ausbildung des Chlorenchyms und der Epidermis zu sein: *A. retrofractus*, *crispus*, *Sprengeri*, *medeoloides*. Ganz unverkennbare Xeromorphie äussert sich in zahlreichen Arten vom Cap und aus dem Mittelmeergebiet. Das zeigt sich zunächst bei *A. laricinus*, dessen Cladodien den Habitus von *A. officinalis* beibehalten, aber stark verdickte Aussenwände der Oberhaut und im Innern ein sehr entwickeltes Sklerenchym zeigen. Aehnlich verhalten sich *A. africanus* und *arborescens*. Dann tritt zur Verdickung der Epidermis und der Entwickelung des Sklerenchyms hinzu eine Verkleinerung der Cladodien bei *A. microrhaphis*, *stellatus* und *Burchelli;* bei letzterer Art werden die Cladodien so kurz, dass die Bildung eines kräftigeren Sklerenchyms unterbleibt. Endlich schwinden in *A. denudatus* und *cuscutoides* die Cladodien ganz, die Assimilation wird von der Rinde der Langtriebe versehen, welche eine stark verdickte Epidermis und kräftiges Sklerenchym besitzen.

Wieder anders zeigt sich die xeromorphe Anpassung bei *A. albus*, dessen zart gebaute Cladodien in der heissen Jahreszeit abfallen, während sie bei *A. aphyllus* persistiren und zu derben Dornen mit dicker Epidermis und mächtigem Sklerenchym auswachsen; bei dieser Art treten Längsriefen auf, die eine mässige Vergrösserung des assimilirenden Areals bedingen.

Von den Arten mit breiten Cladodien ist entschieden xeromorph ausgeprägt *A. striatus*, in weniger hohem Grade *A. undulatus*. —

Es sind von *Asparagus* mehr als hundert Arten bekannt; in welchen Grenzen die Gestalten dieser Arten schwanken, ist aus den angeführten Beispielen ersichtlich. Es tritt uns also auch in diesem eigenartigen Typus der Pflanzenwelt die Erscheinung einer grossen Mannigfaltigkeit der Ausprägung entgegen; das morphologische Gleichgewicht hat sich nicht in einem oder in wenigen, sondern in

mehr als hundert Formen stabilisirt. Hierbei haben innere und äussere Factoren zusammengewirkt, dafür sprechen zur Genüge die xeromorphen Formen. In der Phylogenese aber gelten unzweifelhaft die gleichen Regeln für das Zusammenwirken innerer und äusserer Factoren der Entwickelung, wie sie in den oben citirten Worten Lotze's für die Ontogenese formulirt worden sind. —

Wenn wir diejenigen Arten von *Asparagus* ins Auge fassen, welche unter dem Einflusse des trockenen Capklimas entstanden sind, so zeigt sich in ihnen die gleiche Erscheinung wie in so vielen xeromorphen Gattungen, dass nämlich auch in der Xeromorphose es zur Prägung zahlreicher Arten kommt. Ich erinnere nur an die 300 phyllodinen Acacien Neuhollands, an die 150 Arten der Genisteen-Gattung *Aspalathus* vom Cap. Letzteres Beispiel erwähne ich darum, weil die *Aspalathus*-Arten in der Form und Grösse der Blätter den Cladodien der capländischen Asparageen mehrfach ganz ähnlich sind. (Vergl. Fig. 35, p. 52 meiner Unters. üb. d. Assimil. d. Leguminosen).

Solche Wiederholung einer ganzen Formenreihe durch verschiedene im System weit auseinanderstehende Gattungen ist keine Seltenheit; bei *Asparagus* kommt aber hinzu, dass auch in dieser Hinsicht sich die Cladodien wie die Blätter anderer Pflanzen verhalten. —

V.

Ich habe die Formen des *A. stellatus, Burchelli, aphyllus, denudatus* u. a. m. für Anpassungen an trocknes Klima und dürre Standorte erklärt. Das Wort Anpassung wird in der Botanik neuerdings von verschiedenen Seiten mit einer gewissen Aengstlichkeit vermieden. Ich muss gestehen, dass ich nicht begreife, warum. Man wird doch das Vorhandensein von Anpassungen der Organismen im Ernste nicht leugnen wollen; sollte man im Pflanzenreiche den Versuch wagen — dessen Erfolg ich bezweifle — im Thierreiche würde man sicher damit scheitern. Oder will jemand behaupten, dass die Flossen der Fische keineswegs dem Schwimmen, die Flügel der Schmetterlinge nicht dem Fliegen, das Auge nicht dem Sehen, der Magen nicht dem Verdauen, die Lunge nicht dem Athmen angepasst wären? Mit Anpassung an Functionen wie an äussere, klimatische und Standortsverhältnisse haben wir es auch

im Pflanzenreiche zu thun. Die Frage kann nur die sein, wie wir uns das Zustandekommen der Anpassungen denken sollen, ob veranlasst durch innere Entwickelungsimpulse oder durch äussere Wachsthumsbedingungen oder durch Selection; und es ist meines Erachtens nicht daran zu zweifeln, dass diese Bedingungen combinirt thätig gewesen sind, das Zusammenwirken dürften wir auch hierbei im Sinne der Lotze'schen Regel uns vorzustellen haben.

Darwin hat bekanntlich gegen das Ende seines Lebens nicht mehr daran festgehalten, in der natürlichen Auslese die einzige gestaltende Ursache für die Arten der Thiere und Pflanzen zu erblicken. Schon in der 6. Auflage seines „Origin" (1872) sagt er auf Seite 421, dass nach seiner Ansicht die Evolution bewirkt sei „chiefley" durch Selection, „aided in important manner by the inherited effect of use and disuse of parts; and in an unimportant manner by the direct action of external conditions." Man beachte, dass dies Urtheil im Jahre 1872 ausgesprochen wurde, und zwar im besonderen Hinblick auf das Thierreich. Ich möchte nicht daran zweifeln, dass, wenn Darwin heute in Bezug auf die Entstehung der Pflanzenformen zu urtheilen hätte, er im Hinblick auf die Beobachtungen des letzten Jahrzehntes den „effect of use and disuse" weniger, den der äusseren Bedingungen mehr hervorheben würde. Und so sicher äussere Einwirkungen formbestimmend eingreifen können — ich erinnere nur an Goebel's Beobachtung über die Abhängigkeit der Bildung der schmalen Blätter von *Campanula rotundifolia* vom Licht[1]) — so sicher hat auch der Kampf ums Dasein eine formende Wirkung ausgeübt, und ebenso sicher ist das Verschwinden von Organen, sobald sie überflüssig wurden. Ein lehrreiches Beispiel bildet neben dem Schwinden der Laubblätter bei *Neottia*, *Monotropa*, *Orobanche*, *Cuscuta* u. s. w. auch dasjenige der Blätter bei *Ruscus* und *Asparagus*, ja, die Anpassung von Achselsprossen, den Cladodien, an die Aufgabe der Assimilation dürfte weit eher auf Rechnung eines „inherited effect of use" zu setzen sein, als auf äussere Einwirkungen, wenn hier auch die Entscheidung problematisch bleibt; denn neben der Selection sind auch noch rein innere Wachsthumsursachen als massgebend in Betracht zu ziehen. —

Im Rahmen dieser Abhandlung ist es nicht möglich, darzulegen, in welchem Umfange ich Selection bei der Schaffung der Arten für

1) Flora 1896, Heft 1, p. 1 ff.

betheiligt halte. Auf einen Punkt möchte ich nur noch hinweisen, in Bezug auf den ich zu entgegengesetzten Ergebnissen komme, wie Darwin. Nach Darwin befinden sich die Pflanzenarten in einem Zustande continuirlicher Bewegung, die Abänderungen gehen unter dem Einflusse der Selection immer weiter, ihre Schritte summiren sich fort und fort, und was wir im 19. Jahrhundert unserer Zeitrechnung Arten nennen, das ist nur das Abbild eines Durchschnittes durch diesen fortlaufenden Formenstrom. Weil aber die Aenderung der Gestalt in kurzen Zeiten unmerklich gering ist, postulirt Darwin überaus lange Zeiträume für das Werk seiner Selection. Dem gegenüber habe ich es wiederholt ausgesprochen, dass, wenn wir Selectionswirkung annehmen, durch welche die Pflanzen den Lebensverhältnissen angepasst werden, bei hinlänglich ausgedehnten Zeiträumen und unter der Voraussetzung, dass die Lebensbedingungen sich nicht ändern, die Selection mit Nothwendigkeit zu constanten Arten führen muss, zu Arten, die ein Optimum der Anpassung darstellen, und ich glaube, dass die Mehrzahl der heute lebenden Arten sich in diesem Zustande befindet. Wo sollten die Kräfte stecken, die die Formen der jetzt lebenden Arten vorwärts treiben, wie den Embryo bis zur Vollendung seiner Entwickelung? Wenn noch heute die Umbildung der Arten langsam in das grenzenlose fortschreiten soll, und eine Constanz — sei es auch nur eine relative — für absurd erklärt wird, so würde mir das logisch etwa ebenso berechtigt erscheinen, wie wenn jemand behaupten wollte, es sei unglaublich, dass die Ontogenie des Hühnchens mit Ausbildung der Geschlechtsreife seinen Abschluss erlangt habe. Nur dass wir im letzteren Falle das Mittel besitzen, den Zweifler zu überzeugen.

Sobald man die Wirksamkeit der Selection zulässt — und ich glaube, dass vieles dafür und kaum etwas dagegen spricht — dann ist meines Erachtens die Constanz der Arten eine Consequenz dieser Lehre, sobald hinreichend lange Zeiten zur Verfügung sind und constante Lebensbedingungen bestehen. —

Man hat in der Zoologie neuerdings den Wirkungskreis der Selection erweitert, indem man auch von einem Kampf der Theile, der Gewebe spricht, und selbst die Idee einer Germinalselection ist in die Discussion geworfen worden. Dieser Gedanke des Kampfes der Theile ist vielleicht ebenso berechtigt, wie der des Kampfes der Personen. In der Botanik hat derselbe bislang weniger Beachtung gefunden; es hat z. B. Schwend[illegible] auf die Concurrenz

der assimilirenden und der mechanischen Gewebe um den Platz in biegungsfesten Organen hingewiesen. Wenn man z. B. den Querschnitt eines Blattes von *Dasylirion* betrachtet, so gewinnt man indessen den Eindruck, dass diese Concurrenz zu einer friedlichen Verständigung um den Raum, zu einer höchst zweckmässigen Dislocation der Gewebe geführt hat. Inwiefern diese unzweifelhafte Anpassung der anatomischen Structur an die Lebensbedingungen das Ergebniss eines Kampfes der Personen oder eines Kampfes der Gewebe war, dürfte schwer zu entscheiden sein; doch ist die Frage bei „causalmorphologischen" Betrachtungen nicht ausser acht zu lassen. Wie dem aber auch sei: dass neben „inneren" Entwickelungs-Impulsen und äusseren Factoren auch die Selection eine Rolle spielte in der Entstehung der Arten, daran vermag ich nicht zu zweifeln.

Der Nachweis von Anpassungen, den wir bei unseren Untersuchungen führen, läuft im Allgemeinen auf teleologische Interpretation hinaus. Was nützt diese oder jene Einrichtung der Pflanze? lautet die stets sich wiederholende Frage. Aber oft ertheilt die Natur keine Antwort darauf. Warum z. B. haben die Rusceen die *Cordyline*-Blätter ihrer muthmasslichen Vorfahren aufgegeben und sich dafür die jenen Blättern so ähnlichen Cladodien angeschafft? Man könnte sagen, die Cladodien-Bildung sei vortheilhaft, weil bei der eingetretenen Reduction der Blätter zu Schuppen jedes einzelne Assimilationsorgan seine besondere Deckschuppe erhält. Allein der Vortheil kann doch unmöglich erheblich genannt werden, da bei dem allgemein verbreiteten Princip des Knospenschutzes, der Deckung der jüngeren Blätter durch die älteren, die ungeheure Mehrheit der Pflanzen sich vortrefflich befindet. In diesem Falle scheint wirklich jeder Versuch der Begründung durch einen „Nutzen" zu versagen.

Was aber sind die Bedingungen für das Eintreten von Descendenz, von phylogenetischer Entwickelung?

Darwin verlegt das Schwergewicht in die kleinen Schritte zufälliger Variation, wie wir sie bei jedem Vergleiche der Ontogenie mehrerer Individuen einer Art beobachten können. Das Unzulängliche dieser Anschauung ist mehrfach hervorgehoben worden, und an den Namen Kölliker's heftet sich die Theorie, dass sprungweise Abänderungen in der Phylogenie vorgeherrscht haben müssen. Ich selbst habe darauf hingewiesen, dass wir eine andere als eine sprungweise Variation überhaupt nicht kennen, dass es sich also

nur um quantitative Verschiedenheit, um kleinere oder grössere Sprünge handeln kann, wie wir sie in der Ontogenie der Pflanze in jedem Masstabe zu beobachten Gelegenheit haben. Die „zufällige“ Variation Darwin's habe ich dann durch die Aenderung beziehungsweise den Umschlag des morphologischen Gleichgewichts zu ersetzen gesucht, und glaube damit einen Ausdruck gefunden zu haben, der den Thatsachen etwas näher kommt; wie jedes Wort der Sprache ein Bild ist, braucht man ja auch jenem Ausdruck nur bildliche Bedeutung einzuräumen.

Durch welche Factoren das morphologische Gleichgewicht verändert werden kann, ist eine Hauptfrage, deren Behandlung noch einiger Bemerkungen bedarf.

VI.

Die Analyse der Entwickelungsbedingungen lehrt, dass ein Theil der Gestalt den Pflanzen von aussen aufgeprägt wird, sie verhalten sich passiv dabei; der andere, und zwar der wesentlichere Theil entsteht durch active Formbildung aus erblich inhärenten Impulsen. Das gilt nicht nur von den äusseren Umrissen, sondern auch von der inneren Structur. Wenn wir xeromorphe Pflanzen, die an ihrem natürlichen Standorte sehr dicke Cuticularschichten auf Blättern und Internodien bilden, in der feuchten Luft der Gewächshäuser ziehen, so gelingt es nicht, so stark verdickte Aussenwände der Oberhaut zu erzielen, wie sich in der freien Natur zu bilden pflegen.

Die äusseren Bedingungen wirken gewöhnlich als Reize. Unter „Reiz“ verstehe ich eine Aenderung der Lebensbedingungen, welche Veränderungen im Innern des Organismus hervorbringt, sei es erregend — d. h. Bewegungen auslösend — sei es hemmend[1]). Es kann also, ganz allgemein gesprochen, durch Reize eine verstärkende oder mindernde Wirkung auf die innern Bewegungsvorgänge der Pflanze ausgeübt werden. Reize können momentan zur Geltung kommen, wie bei Berührung einer Mimose, sie können erst in säcularer Wirkung sichtbar werden, wie im Einflusse des australischen Klimas. Solche Reize treten gestaltbildend mit der

1) In diesem Sinne ist das Wort Reiz nur als äu[illegible] [illegible]en. Es giebt aber auch innere Reize in der Pflanze, die von einer [illegible]n einem Zellentheil auf einen anderen ausgeübt werden könn[illegible]

Selection in einen Wettbewerb, und es wird schwer sein, festzustellen, wieviel auf Rechnung des einen, wieviel auf die des andern dieser mechanischen Mittel zur Umgestaltung der Pflanzen zu setzen ist. Es sind manche interessante Thatsachen in Bezug auf die Leistung der äusseren Factoren neuerdings festgestellt worden; ich erinnere nur an die Beobachtungen Goebel's, dass die Bildung der Flügelleisten am Stengel von *Genista sagittalis* im Dunkeln unterbleibt, dass *Sagittaria* im Dunkeln keine Pfeilblätter, sondern nur bandförmige Blätter bildet[1]), dass flache Cacteensprosse im Dunkeln unter starker Verlängerung cylindrisch werden[2]), dass *Circaea alpina* im Dunkeln Schuppen an Stelle von Laubblättern treibt[3]). Wenn man in diesen Fällen das Licht ausschaltet, so bedingt dies einen Erfolg, als ob man von einem Karren die Pferde abschirrt. Das Licht ist also in diesen Fällen eine nothwendige Bedingung zur Entstehung plattenförmiger Assimilationsorgane. Darum darf aber die Bildung der letzteren noch nicht schlechthin eine Wirkung des Lichtes genannt werden. Abgesehen davon, dass wir die Zwischenmechanismen nicht kennen, welche zwischen dem Licht und seiner Reizwirkung auf die wachsenden Zellen bestehen, so wirkt das Licht keineswegs immer in dem Sinne, wie in den eben erwähnten Beispielen. *Sedum maximum* und *S. reflexum* wachsen auf sonnigen Hügeln, ersteres trägt plattenförmige, letzteres binsenförmig-stielrunde Laubblätter. Binsenförmige, im vollen Licht entwickelte Assimilationsorgane sind überhaupt im Pflanzenreiche keineswegs selten. Bei einem im Dunkeln gewachsenen Spross von *Danae racemosa* dagegen bleiben nicht nur die Cladodien kleine, flache Schuppen, sondern auch die Internodien, an denen sie sitzen, die normal langgestreckten Achsen zweiter Ordnung, bleiben vollständig verkürzt, sie strecken sich nicht über Knospenlänge hinaus. Würden die Cladodien von *Danae* im dunkeln sich wie die Stammglieder von *Opuntia* verhalten, sie müssten fadenförmig-stielrund werden und sich abnorm verlängern, was sie nicht thun. Die Dunkelsprosse von *Danae* und von *Opuntia leucotricha* lassen sich nur insofern unter einen Gesichtspunkt bringen, als in beiden Fällen bei Lichtmangel die Oberfläche des Assimilationsorgans eine Verringerung erfährt, beziehungsweise unentfaltet bleibt. Sowohl in diesen Fällen wie bei der Production von Binsenblättern neben

1) Flora 1895, p. 110.
2) Ebenda, p. 103 ff.
3) Flora 1896. p. 11.

Plattenblättern im vollen Licht zeigt sich, dass die Wirkung des Lichtes keine einheitliche ist, sondern dass sie mit anderen Einwirkungen eine Resultante bilden muss. Was hier vom Licht gesagt wurde, gilt auch von anderen Reizen, namentlich von der Schwerkraft; trotz aller Aehnlichkeit ist die Wirkung der Schwere und der Centrifugalkraft auf ein Pendel doch noch etwas anderes als die Wirkung der gleichen Kräfte auf eine Wurzel. Es fehlt uns im letzteren Falle wiederum die Kenntniss der Zwischenmechanismen. Ebensowenig können wir aus momentanen, d. h. ontogenetischen Reizwirkungen unmittelbar auf säculare d. h. phylogenetische Wirkungen der gleichen Kräfte schliessen und umgekehrt.

In Bezug auf *Asparagus plumosus* habe ich gezeigt, dass die normale Orientirung seiner Nadeln von äusseren Kräften abhängig ist; es mag hier dahingestellt sein, ob der Reiz von einer gleichsinnigen Wirkung des Lichtes und der Schwerkraft ausgeht, oder vielleicht letzterer allein zuzuschreiben ist, was ja noch zu entscheiden bleibt; ich will kurzweg von äusserer Bedingung sprechen. Die Erkenntniss, dass der eigenartige Wuchs dieser Art nicht von inneren Factoren allein abhängt, sondern von aussen inducirbar ist, darf als eine Lösung des morphologischen Problems nicht angesehen werden. Denn sofort erhebt sich das neue Räthsel: warum sind die Cladodien von *A. officinalis* und zahlreichen anderen Arten, welche der Schwerkraft und dem Licht gegenüber ebenso situirt sind wie diejenigen von *A. plumosus*, nicht auch in einer Ebene orientirt? Oder welche Umstände haben die Reactionsfähigkeit des *A. plumosus* im Gegensatz zu *A. officinalis* etc. herbeigeführt? Aeussere Einwirkungen, innere Impulse oder Selection, oder eine Combination dieser verschiedenen „Ursachen“? —

Mit Nachdruck habe ich darauf hingewiesen [1]), dass alle unsere Speculationen über den Gang der phylogenetischen Processe in der Luft schweben werden, solange uns jede angenähert richtige Vorstellung über die Zeitdauer der geologischen Perioden fehlt. Zugleich vertrete ich die Anschauung, dass der grösste Theil der Arten im Laufe der Entwickelung constant werden musste, solange die äusseren Lebensbedingungen dieselben bleiben. Wir besitzen jedoch ein wichtiges Beispiel dafür, dass auch erhebliche Aenderung der Lebensbedingungen das einmal stabilisirte morphologische Gleichgewicht keineswegs immer zu erschüttern vermag.

---

1) Assimil. d. Legumin., p. 154.

Langjährige Studien über die Algenflora der Ostsee haben mich dies gelehrt. Diese Flora besteht seit der letzten Eiszeit, also sicher seit vielen Jahrtausenden, und es liegt kein Grund vor, daran zu zweifeln, dass die Beschaffenheit des Ostseewassers seit der Bildung jenes Meeres bis auf die Gegenwart im Wesentlichen die gleiche geblieben ist. Nun beträgt der Salzgehalt der westlichen Ostsee an der Oberfläche etwa $1\frac{1}{2}$, in der Tiefe etwa 2 %, der Salzgehalt der östlichen Ostsee nur 0,7 %, Oberfläche und Tiefe stimmen überein. Die Ostseeflora ist durch Einwanderung von Algen aus der Nordsee entstanden: diese Nordseealgen verkümmern theilweise in der Ostsee, was dem geringeren Salzgehalt derselben zugeschrieben wird, und gegen Osten und Norden, wo der Salzgehalt immer mehr abnimmt, erlischt eine Art nach der andern, bis diese Algenwelt im bottnischen Meerbusen ganz aufhört. Allein obwohl hierdurch der grosse Einfluss der äusseren Bedingung des Salzgehaltes erwiesen wird, ist doch seit der langen Zeit, dass die Ostsee besteht, nicht einmal der Anfang einer eigenartigen, geringerem Salzgehalt angepassten Flora in derselben entstanden. Die besonderen Ostseeformen sind einfach Kümmerlinge, analog denen, die wir von jeder Kulturpflanze auf magerem Boden hervorrufen können, ohne dass der innere, erbliche Artcharakter in der langen Zeit durch den verringerten Salzgehalt verändert worden wäre, während doch z. B. der Grosse Ocean eine völlig andere Algenflora besitzt, als der Atlantische. Was die von mir in der Flora der westlichen Ostsee beschriebenen endemischen Arten anlangt, so sind dieselben grösstentheils inzwischen auch in der Nordsee aufgefunden worden, und der Rest ist so verschwindend gering, dass er nicht in Betracht kommen kann, abgesehen davon, dass auch diese wenigen Species vermuthlich noch einmal in salzigerem Wasser gefunden werden dürften.

Ob wir in diesen Thatsachen einen Fingerzeig dafür zu erblicken haben, dass die zur Bildung der bekannten Arten führenden Entwickelungsprocesse sich bis zur erreichten Stabilität viel rascher abgespielt haben, als wir gewöhnlich annehmen, und darin der Ontogenese näher stehen, als man glaubt? Dass dann aber äussere Factoren sich in gewissen Fällen wenig wirksam erwiesen für die Umgestaltung dieser Typen? Oder ob diese Vorgänge der Umbildung so langsam waren, dass seit der Entstehung der Ostsee noch keine Progression für unser Auge erkennbar werden konnte? —

Die inneren Factoren der Pflanzengestaltung bilden miteinander ein System, dessen Zustand ich als morphologisches Gleichgewicht bezeichnet habe. Es ist das ein Zustand von Spannung, deren Grad im einen Extrem auf den Nullpunkt sinken kann, wodurch das morphologische Gleichgewicht stabil wird. Auf einen solchen Gleichgewichtszustand zwischen den Theilen wird schon hingewiesen durch eine Reihe von Erscheinungen, auf die man seit Cuvier und Darwin mit Recht Gewicht gelegt hat, es sind das die Correlationen. Dieselben lassen sich deuten als hervorgebracht durch Gleichgewichtsstörungen, wobei die Eigenschaft a immer die Eigenschaft b nach sich zieht. Anders sind sie causal gewöhnlich nicht erklärbar, während ihre teleologische Bedeutung in's Auge springt. Das Schwinden der Laubblätter bei *Ruscus* hat die Correlation der Bildung ganz ähnlicher und analog gebauter Cladodien zur Folge gehabt. Man begreift nicht, warum diese Pflanzen ihre Laubblätter gegen die Cladodien auswechselten, da letztere für die Assimilation keinen erkennbaren Vortheil gewähren. Ob die Cladodien zuerst entstanden sind, so dass die Blätter überflüssig wurden und dann verkümmerten — oder ob zunächst eine (dann auch causal unerklärliche) Reduction der für die Erhaltung der Pflanze erforderlichen Blattfläche eintrat, und zum Ersatz die Cladodien entstanden, ist völlig dunkel. In beiden Fällen wäre der Impuls für die vorangehende Progression wie Regression causal unverständlich; nur teleologisch ist begreiflich, dass für die mangelnden Blätter in den Cladodien Ersatz geschafft werden musste. Wie die plattenförmigen Laubblätter als flügelartige Verbreiterung des Blattstiels gelten können, so sind die flachen *Ruscus*-Cladodien geflügelte Kurztriebe. Was konnte aber diese Achselsprosse veranlassen, sei es in langsamer Abänderung, sei es sprungweise, die Gestalt flacher Blätter anzunehmen? Eine äussere Ursache, wie sie im Zustandekommen der phyllodinen Acacien Neuhollands gewiss mitgewirkt hat, ist hier kaum anzunehmen; nehmen wir *Asparagus* hinzu, so tritt uns die Cladodienbildung entgegen bei Pflanzen, deren Organisation ganz verschiedenen Klimaten und Standorten angepasst ist. Auch Selection war schwerlich ausschlaggebend. Hier müssen die entscheidenden Entwickelungsbedingungen innere gewesen sein; sie müssen in das Gebiet der Variation gerechnet werden.

Jede Variation muss in inneren Configurations-Aenderungen des Vegetationspunktes ihren Grund haben. Wo immer wir eine

Verschiebung der Configuration eines materiellen Systems antreffen, beruht dieselbe auf einer mechanischen Gleichgewichtsänderung oder auf einer chemischen.

VII.

Die inneren Triebfedern der Gestaltung, die wir mit den äusseren Einflüssen sich combiniren sehen, auf physicalisch-chemische Wirkungen zurückzuführen, erscheint als eine lockende Aufgabe. Ein ernster Versuch in dieser Richtung ist von Julius Sachs unternommen worden in seiner chemischen Theorie der Pflanzenformen[1]). Wie alle Ideen des genialen Mannes, wirkt auch diese Hypothese fesselnd und bestechend; es ist der Gedanke, dass den morphologischen Verschiedenheiten der Theile einer Pflanze eine chemische Verschiedenheit der Säfte zu Grunde liege. Bei näherem Zusehen zeigt sich indessen, dass die wahren Schwierigkeiten des Problems auch durch die Theorie von Sachs nicht behoben werden. Immerhin aber sind seine Ausführungen von hervorragendem Interesse, und es darf über sie seitens der Entwickelungslehre ohne eingehende Würdigung nicht hinweg gegangen werden.

Wenn auch Jedem, der sich für diese Frage interessirt, anheim gegeben werden muss, die citirte Abhandlung von Sachs im Zusammenhang zu lesen, so wird es doch möglich sein, seine leitenden Gesichtspunkte in Kürze herauszuheben.

Sachs resumirt selbst die von ihm entwickelten Gedanken dahin, „dass in der Pflanze verschiedene Bildungsstoffe in begrenzten Quantitäten erzeugt werden, welche specifisch geeignet sind, Organe von bestimmter Form zu erzeugen. Die erwähnten Monstrositäten lassen sich so deuten, dass bei Ernährungsstörungen oder überhaupt infolge störender Einflüsse diese specifischen Bildungsstoffe gelegentlich an Orte gelangen können, wo normal andere Substanzen zur Organbildung schreiten, welche nun durch jene verdrängt oder mit ihnen gemischt werden, so dass sogenannte Uebergangsformen, besser Mischbildungen eintreten oder geradezu Ersatz eines Organes durch ein anderartiges stattfindet“[2]).

---

1) Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. d. botan. Inst. in Würzburg, Heft 3, p. 452 ff. (1880). — Es sei hier daran erinnert, dass die Theorie von Sachs bereits durch Vöchting eine Zurückweisung erfahren hat. Vergl. Botan. Zeitung 1880 p. 609 ff. und Pringsheim's Jahrb. 1885, p. 24 ff.

2) l. c., p. 468.

Wollte man diese Hypothese als den Ausdruck von Thatsachen hinnehmen, so würde ihre Anwendung auf *Ruscus* eine scheinbar elegante Lösung des morphologischen Räthsels ergeben. Man brauchte dann nur zuzulassen, dass in den Cladodien tragenden Sprossen der Blätterstoff, anstatt den wirklichen Blattanlagen das Material zuzuführen, vielmehr in die Anlagen der Achselsprosse eingedrungen sei, das ursprünglich für diese bestimmte Bildungsmaterial verdrängend und sie zu laubblattartigen Gebilden umschaffend.

Indessen erheben sich gegenüber einer so grobsinnlichen Vorstellung, ganz abgesehen davon, dass sie unbeweisbar ist, auch für die rein speculative Betrachtung mannigfache Bedenken. Zunächst aber ist Sachs noch weiter zu hören.

Sachs ist der Meinung, dass von Causalität nur da die Rede sein könne, „wo es sich um die Materie der Dinge, und nicht blos um ihre abstracte Form handelt, weil Materie und Causalität im Grunde identische Begriffe sind"[1]). Von diesem Gesichtspunkte ausgehend, erklärt er dann weiter: „Wie die Form eines Wassertropfens oder eines Krystalles der nothwendige Ausdruck von Kräften ist, welche die betreffende Materie unter dem Einfluss ihrer Umgebung beherrschen, so kann auch die organische Form nur der äusserliche Ausdruck von stoffbewegenden Kräften sein, die sich in der Pflanzensubstanz geltend machen."[2])

Das Wort „kann" habe ich hervorgehoben. Es ist in hohem Grade charakteristisch für Sachs, der dem einmal gefassten Gedanken so sehr mit der ganzen Lebhaftigkeit seines Temperamentes zu folgen pflegte, dass er Einwände, die sich von selbst ergaben, und innere Widersprüche leicht übersah. Denn jenem „kann" gegenüber braucht wohl kaum darauf hingewiesen zu werden, dass eine und dieselbe Porträtbüste in Bronce, Gyps, Marmor, Holz u. s. w. ausgeführt werden kann, und dass die allerverschiedensten Instrumente, ja Maschinen der complicirtesten Art nur aus Eisen und Messing oder gar nur aus einem einzigen Stoff zu bestehen brauchen.

Ganz im gleichen Sinne fährt Sachs fort, wenn er sagt, „dass wir ebenso viele specifische Bildungsstoffe werden annehmen müssen,

1) l. c., p. 452.
2) l. c., p. 452.

als verschiedene Organformen an einer Pflanze zu unterscheiden sind" [1]).

Danach würden wir, wenn wir uns auf die Betrachtung der vegetativen Blätter beschränken, in den Pflanzen einen Niederblattstoff, Laubblattstoff und Hochblattstoff unterscheiden müssen. Nun sind, um bei den Laubblättern zu bleiben, die Erstlingsblätter oft abweichend geformt, häufig kommen auch schrittweise Uebergänge zu den Hochblättern vor, für jede dieser Bildungen wäre ein besonderer Stoff anzunehmen. Man hat ferner an Stoffe der ungetheilten, handförmigen, fiederspaltigen, gefiederten; der ganzrandigen, gezähnten, gekerbten, buchtigen u. s. w. Blätter zu denken. Und wenn man gar berücksichtigt, dass an einer Ulme oder Linde nicht zwei Blätter vollkommen einander gleichen, so wird man in voller Consequenz dieser Anschauung für jedes Blatt eine besondere stoffliche Grundlage fordern müssen. —

Uebrigens sucht Sachs in der materiellen Verschiedenheit der Bildungsstoffe nicht nur „die nächsten Ursachen der verschiedenen organischen Formen, sondern auch der verschiedenen Reactionen gegen äussere Einflüsse" [2]). Wenn er die Wirksamkeit dieser Stoffe bereits in die Anlagen der Vegetationspunkte verlegt, so ist das eine Consequenz, der nur beigestimmt werden kann.

Wenn Sachs einerseits ausspricht, „die verschiedenen Formen der Blätter, Wurzeln, Sexualorgane werden wir als durch besondere Bildungsstoffe hervorgebracht betrachten können", so hält er doch auch für möglich, „dass sehr kleine Quantitäten gewisser Stoffe jene Stoffmassen, mit denen sie gemischt sind, dazu bestimmen, in verschiedenen organischen Formen zu erstarren" [3]). In diesen Worten scheint mir der Keim einer Vorstellung zu liegen, welche einleuchtender ist, als ein Wurzelstoff oder Antherenstoff, aus dem Wurzeln oder Antheren sich formen, wie ein Krystall aus seiner Mutterlauge. Dann wären die formgebenden Stoffe gleichsam die Unterofficiere, durch welche die Scharen der Molekule von Kohlenhydraten und Proteïnkörpern in gewisse Formen hineingedrängt werden. Allein solche Formen wären Schablonen, die den platonischen Urbildern recht nahe kommen; die weitere Consequenz wäre, dass auch jeder Species ein besonderer Speciesstoff

---

1) l. c., p. 455.
2) l. c., p. 456.
3) l. c., p. 457.

zu Grunde liegen müsste, und die physiologische Chemie der Zukunft hätte mit 10000 solcher Speciesstoffe bei den Compositen, mit 7000 bei den Leguminosen, mit 6000 bei den Orchideen u. s. w. zu rechnen, Stoffe, die in der Rolle von Oberofficieren die von den stofflichen Unterofficieren geführten „Massen" des eigentlichen Baumateriales zu ordnen hätten. —

Es neigt aber im ganzen Sachs doch mehr der anderen Vorstellung zu, „dass, wenn in einem abgeschnittenen Pflanzenstücke wurzelbildende und knospenbildende Substanzen vorhanden sind, dieselben dahin streben, unter günstigen Bedingungen die ihnen entsprechende Gestalt anzunehmen, ähnlich wie gelöste Salze bei entsprechenden Bedingungen die ihnen eigenthümlichen Krystallformen gewinnen" [1]. — Es ist das ein Vergleich, der meines Erachtens etwa ebensoweit zutrifft, wie wenn man sagen wollte, dass bei dem Bau eines Hauses Holz, Steine, Mörtel und Eisen der Hausgestalt zustreben, wie ein gelöstes Salz seiner Krystallform.

Indem Sachs somit den „inneren" Bildungsursachen eine stoffliche Grundlage zu geben sucht, kleidet er seine Vorstellung vom Zusammenwirken äusserer und innerer Wachsthumsbedingungen in die Worte, „dass die specifisch organbildenden Stoffe durch äussere Einflüsse, speciell durch die Schwere und das Licht, in der Art afficirt werden, dass dadurch in gewissen Fällen die räumliche Anordnung verschiedener Organe bestimmt wird." [2])

Das Characteristische dieser Theorie von Sachs kommt besonders auch darin zum Ausdruck, dass er Blätter, Wurzeln u. s. w. gleichsam aus einer plastischen Substanz sich formen lässt, ohne daran zu erinnern, dass die Vegetationspunkte aus Zellen bestehen, und dass diese Zellen durch Theilung, Vergrösserung und Formwandlung die Gewebe der fertigen Organe aufbauen. Darum denkt er sich auch seinen „Stoff" rein chemisch, und das unterscheidet seine Theorie hauptsächlich von der Determinantenlehre Weismanns, der in seinen „Biophoren", „Determinanten" und „Iden" über den Bereich chemischer Begriffe hinausgehende hypothetische Vorstellungen anwendet, um den Aufbau der Organismen verständlich zu machen. Der Raum gestattet es aber nicht, auch die Weismann'schen Anschauungen hier kritisch zu beleuchten, zu-

---

1) l. c., p. 470.
2) l. c., p. 459.

mal sie auf botanischem Gebiete bisher kaum Einfluss geübt haben. —

Die thatsächliche Abhängigkeit vegetabilischer Gestalten von besonderen Stoffen wird bewiesen durch die zahlreichen Impfungsexperimente, welche die Natur selbst angestellt hat, die Gallen. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die einschlägige Literatur und hebe daraus an dieser Stelle nur hervor den Gedanken Beyerinck's[1]), dass durch den Insectenstich dem entwickelungsfähigen Pflanzengewebe „Wuchsenzyme“ einverleibt werden, die als Entwickelungsimpuls auf das „cecidiogene“ Protoplasma einwirken und dieses zu specifischen Wucherungen veranlassen, deren Natur von den erblichen Eigenschaften der Pflanzenart und der Qualität des Insectengifts abhängen. Beyerinck geht dann noch weiter, indem er sagt, dass die zwischen den Gallen und den normalen Organen bestehende Analogie uns zwinge, „diese augenscheinlich so verschiedenen Producte des Lebens als durch ähnliche Kräfte erzeugt aufzufassen. Das Verhältniss zwischen einem Vegetationspunkte und einem dadurch producirten Blatte ist kein anderes als dasjenige zwischen dem jugendlichen Blatte und einem daraus entstehenden Cecidium. Wenn, wie oben erwiesen, Wuchsenzyme das cecidiogene Protoplasma afficiren, so muss das Nämliche der Fall sein, wenn eine Blattanlage aus einem Meristeme entsteht; allein in diesem letzteren Falle ist das Wuchsenzym natürlich ein Product des pflanzlichen Protoplasma selbst, während es im ersteren durch ein Thier in das Protoplasma der Pflanze gebracht wird.“

Das ist eine klare und unzweideutige Anschauung, welche der zweiten Eventualität in der Theorie von Sachs nahe kommt, wonach kleine Mengen specifischer Stoffe in der Pflanze das eigentliche Baumaterial formend beeinflussen. Bei den Gallen kann auch nun und nimmer die Rede davon sein, dass die Gewebe derselben aus dem eingeimpften Material sich aufbauen, so dass, wenn man die von Beyerinck ausgesprochene Analogie gelten lässt, in der Theorie von Sachs der wurzelbildende und sprossbildende Stoff als Baumaterial entsprechenden „Wuchsenzymen“ zu weichen haben würde.

Indessen dürfen wir nicht übersehen, dass zunächst unentschieden bleibt, ob der Impfstoff der Gallen unmittelbar chemisch als Entwickelungsimpuls thätig ist oder mittelbar, indem er als

1) Botan. Zeitung 1888, p. 26.

Reiz dynamisch auslösend wirkt, indem er einen abnormen Ausschlag des morphologischen Gleichgewichts der betroffenen Pflanzentheile hervorruft. Denn seine Wirkung ist abhängig von zwei Factoren: erstens von seiner chemischen Beschaffenheit, zweitens von derjenigen inneren Configuration der in der Entwickelung begriffenen Pflanzenorgane, die ich als morphologisches Gleichgewicht bezeichne. Diese Configuration kann durch den chemischen Einfluss des Fremdkörpers gestört und dadurch in ihr ursprünglich fremdartige Entwickelungsbahnen gedrängt werden.

Darauf, dass neben den Gallen auch die Versuche von Klebs[1]) den als Reiz wirkenden Einfluss gewisser Stoffe auf Gestaltungsvorgänge zeigen, mag hier gleichfalls hingewiesen sein.

In seiner Abhandlung „Ueber die Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung“[2]) kommt auch Goebel auf das Verhältniss von Stoff und Form zu sprechen. Zunächst gelangt derselbe auf Grund seiner Beobachtungen an *Campanula rotundifolia* und *Sagittaria natans* zu dem Ergebniss, „dass nur die Primärblattform auf die Nachkommen vererbt wird, und dass erst im Verlaufe der Entwickelung diejenigen stofflichen Veränderungen sich ergeben, welche zum Auftreten einer andern Blattform führen“[3]). Auch äussert sich Goebel hinsichtlich des Wesens der Entwickelung ganz allgemein dahin, „dass der Verlauf derselben vorgezeichnet ist durch die stoffliche Beschaffenheit des Keimes, ist zweifellos“[4]). Des Weiteren scheint Goebel sich im Wesentlichen Beyerinck's Enzymtheorie anzuschliessen, er schliesst aber seine Ausführungen, hinsichtlich deren die Abhandlung selbst zu vergleichen ist, mit dem beachtenswerthen Ausspruche: „Auch das ist natürlich ein Bild. Aber auf Bilder oder Vergleiche werden wir zunächst angewiesen sein, wenn wir versuchen, von der Entwickelung uns eine Vorstellung zu machen.“[5])

Dass wir derartigen Erklärungsversuchen zur Zeit nur den Werth von Gleichnissen zuschreiben dürfen, halte ich für unbedingt richtig, und ich erblicke die nächstliegende Aufgabe für den Interpreten darin, Gleichnisse und Bilder zu finden, welche möglichst

---

1) Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
2) Sitzungsber. d. math.-phys. Klasse d. k. bayr. Akad. d. Wiss., 1896, Heft III.
3) l. c., p. 495.
4) l. c., p. 496.
5) l. c., p. 497.

wenig hinken, den Thatsachen in möglichst weitem Umfange Rechnung tragen. Es liegt in den zuletzt angeführten Worten Goebel's aber auch eine Kritik der Anschauung von Sachs, dem es gewiss fern lag, seine Theorie von Stoff und Form nur bildlich aufgefasst sehen zu wollen.

Verweilen wir noch einen Augenblick bei dem Begriffe des Wuchsenzyms. Man würde jedenfalls zu weit gehen, wollte man denselben dem allgemeineren Begriff der Enzyme unterordnen, weil wir darunter in der physiologischen Chemie Stoffe verstehen, durch welche complexere Kohlenstoffverbindungen in einfachere gespalten werden, die also eine rein chemische Wirkung ausüben. Die Wirkung der Wuchsenzyme ist aber keine rein chemische, sondern eine morphologische, eine Wirkung, durch die nicht nur das chemische Baumaterial der Kohlehydrate und Proteïne, sondern auch das morphologische der Zellen in eigenartige Formen hineingedrängt wird. Insofern ist die Arbeit der Wuchsenzyme eine ordnende. Exemplificiren wir auf die Rusceen, so müsste, wenn an jungen Pflanzen von *Semele androgyna* die Laubblätter zu Schuppen werden und in deren Achseln laubblattartige Cladodien auftreten, das anfänglich im Vegetationspunkt vorhandene Laubblatt-Enzym sich in ein Cladodien-Enzym umgewandelt haben oder wenigstens ersteres durch letzteres verdrängt sein. Wenn diese beiden Enzyme aber wiederum für unsere Vorstellung nur den Werth von Bildern haben sollen, so weiss ich wirklich nicht, warum man nicht bei dem alten Worte Bildungstrieb stehen bleibt, um die fragliche Erscheinung erklärend zu beschreiben; denn hier muss ich wiederholen, dass erklären im Grunde nur beschreiben ist.

Danach scheint es mir, dass wir mit der Annahme besonderer gestaltbildender Stoffe in der Pflanze — wobei ich hier von dem Specialfall der Gallenbildung absehe — wenig für unsere Zwecke gewinnen. Denn nachweisen können wir sie nicht, sie sind und bleiben hypothetisch. Ebensowenig wissen wir, wie solche „Wuchsenzyme" auf die thatsächlich erkennbaren Stoffe und auf die Zellen der Pflanze einwirken. Je weiter man die Consequenzen dieser Vorstellung im Einzelnen ausführt, um so mehr wird man an Goethe's Wort erinnert:

> In bunten Bildern wenig Klarheit,
> Viel Irrthum und ein Fünkchen Wahrheit.

Von den beiden Formen, in denen Sachs seine Anschauung als möglich hinstellt, der Analogie mit der Krystallbildung einer

in Masse vorhandenen oder der Vorstellung einer geringfügigen, die Kohlehydrate und Proteïne ordnenden Substanz, wie auch von Beyerinck's Enzymtheorie können wir nicht sagen, dass sie uns eine Lösung der Entwickelungsräthsel bringe oder auch nur verheisse. Das Fünkchen Wahrheit in ihnen bezeugt sich in der Thatsache, dass es chemische Reize giebt. Sonst entstehen aber bei der Anwendung, namentlich der Sachs'schen Krystallidee, neue Schwierigkeiten auch für die rein combinirende Phantasie bei jeder neuen Stichprobe. So werden wir durch viele Thatsachen genöthigt, die Hilfshypothese zu machen, dass in den Pflanzen sich ein specifischer Bildungsstoff mit grösster Leichtigkeit in einen andern muss umwandeln können. Was können Stoffe aber bei Ausprägung constanter Formen leisten, die selbst wandelbar sind? Oder will man annehmen, dass die Bildungsstoffe des Hanf, des Epheu, einer Wicke etc., die von einer *Orobanche* aufgenommen werden, in dieser letzteren zu Gunsten des *Orobanche*-Stoffs latent werden? Und wenn man glauben wollte, die sprossbildenden Stoffe des Hanfs könnten nicht abwärts fliessen — der *Orobanche Hederae* gegenüber würde man damit schon kaum durchkommen — so frage ich, ob jemals *Viscum album* von den aufsteigenden Bildungsstoffen seiner Wirthe etwas hat erkennen lassen?

Eine Theorie, wie diejenige von Sachs, ist aber auch so allgemeiner Natur, dass sie, wäre sie richtig, gleiche Geltung für alle Organismen haben müsste. Da tritt denn oft die Gewagtheit der Speculation am schlagendsten hervor, wenn wir die Tragweite einer für die Pflanzen ersonnenen Hypothese auch auf dem Gebiete des Thierreichs untersuchen, und hier von einem Magenstoff, Lungenstoff, Augenstoff oder dem Stoff der Kurve einer Habichtsnase sprechen zu wollen, die im Embryo ihre gestaltende Thätigkeit üben, würde doch wohl kaum Jemandem in den Sinn kommen.

Wenn aber die Lehre vom Bildungsstoff so verfänglich erscheint, warum sollen wir dann nicht ruhig beim alten Brauche bleiben und von einer Bildungskraft oder einem Bildungstriebe sprechen? Wenn in der leblosen Natur Veränderungen vor sich gehen, wenn wir einen Stein fliegen, eine Lawine stürzen sehen, sprechen wir doch auch nicht von Stoffen, sondern von Kräften als Bewegungsursachen. Warum sollte dies nicht auch für die Welt des Organischen das Nächstliegende sein und bleiben?

Ich räume ein, dass wir mit unseren Sinnen allerdings immer nur eine Einheit von Form und Stoff wahrnehmen, und dass wir erst in der Analyse des Denkens aus dieser Einheit den Begriff Stoff und den Begriff Form durch Abstraction isoliren; ein Gleiches gilt von den Begriffen Stoff und Kraft. Diese Analyse ist nothwendig, wenn wir jene aus Form, Stoff und Kraft gewebte Einheit verstehen wollen, aber es ist nicht statthaft, einen dieser durch Division erhaltenen Begriffe willkürlich an die Stelle eines anderen zu setzen. Jeder hat seinen eigenen, feststehenden Sinn.

In analoger Weise lösen wir auch den Begriff Bildungstrieb von der Thatsache der Entwickelung durch Abstraction, er ist gleichsam das Anfangsglied der Kette, die in einem Entwickelungsprocesse vor uns liegt. Stoffe und Formen sind andere Glieder dieser Kette. Für mich vereinfacht sich aber die Vorstellung, wenn ich mir die Stoffe im *Ruscus*-Spross dynamisch geordnet denke, d. h. durch specifische Kräfte oder Triebe, anstatt durch andere specifische Stoffe.

In der Gestaltung der Pflanze vermag ich überhaupt keine Erscheinung zu sehen, welche einem chemischen Process oder einer Krystallisation analog wäre. Die nächstliegende und zweifellos am meisten zutreffende Analogie ist meines Dafürhaltens diejenige zu einem Bauwerk, bei welchem unter dem unsichtbaren Einfluss der Intelligenz des Architekten Steine, Mörtel, Holz und Eisen sich zu einheitlicher Form aneinander fügen. Diese Intelligenz ist unsichtbar, darum aber nicht weniger real, und Niemand wird auf den Gedanken kommen, sie mystisch zu nennen. Darum weise ich es auch als unzulässig zurück, wenn Jemand den Bildungstrieb eines Organs oder einer Pflanze mystisch nennen wollte. Sollte aber gegen meinen Vergleich geltend gemacht werden, dass er nicht zutrifft, weil die Steine, der Mörtel, das Holz u. s. w. ihrerseits wieder von intelligenten Menschen gehandhabt werden, so gestatte ich mir, an eine Teppichweberei zu erinnern, wo Teppiche des verschiedensten Musters durch Maschinen gefertigt werden, und zwar alle aus dem gleichen Stoff, aus Wolle. Das sind natürlich Bilder, aber Bilder, die der Aehnlichkeit, ich meine der Analogie mit dem Aufbau der Pflanze nicht entbehren. —

Ich gelange zu dem Schluss, dass die sogenannten inneren Bildungsursachen der Pflanzen sich in der gegenwärtigen Phase unseres Wissens auf chemische Vorgänge nicht zurückführen lassen, dass eine solche Vorstellung keinen Vortheil bietet, sondern eher

gegen die ältere dynamische im Nachtheil ist. Wenn wir aber, wie in der Gallenbildung, sehen, dass die Impfung eines Stoffes einen ganz bestimmten Wachsthumsausschlag zur Folge hat, so ist das nach unserer gegenwärtig am meisten berechtigten Anschauung eine Reizwirkung, die als chemischer Reiz den sogenannten äusseren Reizen, wie Licht, Schwerkraft u. s. w. an die Seite tritt.

Damit ist die Möglichkeit offen gelassen, dass das Neuauftreten einer Substanz in einer Pflanze den Anstoss zu einer Variation derselben giebt, ja, dass vielleicht der Anfang einer jeden Variation in einer chemischen Veränderung im Protoplasma besteht.

Will ich mir eine Vorstellung machen, ein Bild oder Gleichniss des Entwickelungsprocesses mit bekannten Vorgängen, so erscheint mir immer noch mein Gedanke des morphologischen Gleichgewichts als der nächstliegende, sowohl für die ontogenetische wie für die phylogenetische Entwickelung.

Dass auch diese dynamische Vorstellung den Kern der Erscheinungen unerklärt lässt, ist gewiss. Sie bedeutet gegenüber der stofflichen Theorie nur eine Verschiebung des Räthsels, wenn auch auf ein für unsere Vorstellung bequemeres Gebiet. Das eigentliche Wesen der Entwickelung ist zur Zeit unerklärbar. Doch wieviel Unerklärbares giebt es nicht? Ich erinnere nur an die erste Entstehung der Organismen — an die Umsetzung mechanischer Bewegung in Empfindung — an die Einwirkung des Willens auf unseren Körper.

Jede Theorie ist nur ein Weg, den wir bahnen, um uns der Wahrheit zu nähern. Die Wissenschaft ist der Kampf um die Wahrheit. Wahr aber dürfen wir nur dasjenige nennen, was Jedem mit Nothwendigkeit so erscheinen muss, wie es uns erscheint.

Darum sollen wir uns auch davor hüten, in anderem Sinne als in dem angedeuteten von der Wissenschaft eine Befriedigung der Wünsche und Bedürfnisse unseres Verstandes oder Gemüthes zu fordern. Dies mag der Dichtung und den übrigen Künsten vorbehalten bleiben. Wisssenschaftliche Befriedigung kann nur das zweifelfreie Erkennen der Wahrheit gewähren. —

Auf die Frage, warum und wodurch bei *Semele*, *Danae*, *Ruscus* und *Asparagus* die Laubblätter verkümmerten und Cladodien an ihre Stelle traten, lässt sich allein die Antwort ertheilen, dass wir nichts darüber wissen oder auch nur davon ahnen. —

Sollte aber wohl irgend ein Botaniker daran zweifeln, dass die genannten Gattungen aus beblätterten Liliaceen entstanden sind? Ich vermag es nicht anzunehmen. Dennoch ist ein zwingender Beweis für diese Abstammung schlechterdings nicht zu erbringen.

Sollte mithin nicht die Phylogenie ein Axiom sein — ein Axiom, welches durch den dermaligen Stand unseres Wissens gefordert wird?

Ich bin geneigt, diese Frage mit ja zu beantworten.

Ueber die Grösse der Transpiration im feuchten Tropenklima.

Von

G. Haberlandt.

Meine im botanischen Garten zu Buitenzorg durchgeführten Transpirationsversuche[1]) berechtigten mich zu der Annahme, dass in dem feuchten Tropenklima Westjavas die Transpiration bedeutend geringer sei als bei uns in Mitteleuropa. Dieser Annahme sind Stahl[2]) und kürzlich auch Burgerstein[3]) sowie Giltay[4]) entgegengetreten, indem sie Bedenken gegen meine Art der Versuchsanstellung erhoben und mir hauptsächlich den Vorwurf gemacht haben, dass ich meine Versuchspflanzen, die im Freien unter einem mit Schlinggewächsen bedeckten Glasdache aufgestellt waren, nicht direct von der Sonne bescheinen liess. In Folge dessen hätte ich die Transpirationsgrösse der Pflanzen feuchter Tropengebiete bedeutend unterschätzt.

Demgegenüber habe ich vor Allem zu bemerken, dass die weitaus überwiegende Mehrzahl der Laubblätter im tropischen Regenwalde, an dessen Transpirationsverhältnisse ich bei meinen Untersuchungen in erster Linie gedacht habe, nicht direct besonnt wird, sondern im diffusen Lichte unter ähnlichen äusseren Verhältnissen transpirirt, wie sie bei meinen Versuchen geherrscht haben.

---

1) Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. I. Ueber die Transpiration einiger Tropenpflanzen. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissensch. zu Wien, Bd. CI, I. Abth., 1892.

2) Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Zeitung, 52. Jahrg., 1894.

3) Ueber die Transpirationsgrösse von Pflanzen feuchter Tropengebiete. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., 15. Jahrg., 1897, 3. Heft.

4) Vergleichende Studien über die Stärke der Transpiration in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, 1897, Heft 4.

Es handelte sich mir ja nicht darum festzustellen, wie stark die Transpiration unter den günstigsten Transpirationsbedingungen überhaupt werden kann, denn die Ermittelung solcher Maxima hat für die Beurtheilung der natürlichen Lebensverhältnisse meist nur geringen Werth. — Von Stahl wird übrigens zugegeben, dass „für die in Wäldern und sonstigen schattigen Orten wachsenden Pflanzen, die der Einwirkung des directen Sonnenlichtes entzogen sind," meine Annahme zutreffend sein dürfte. Das ist nun ein sehr wesentliches Zugeständniss: die grosse Mehrzahl der Pflanzenarten sehr feuchter Tropengebiete wächst eben in Wäldern und sonstigen schattigen Orten. Bezüglich jener Pflanzen, die an ihren natürlichen Standorten directer Insolation ausgesetzt sind, habe ich wenigstens an einem Beispiele, der Cocospalme, auf Grund eines bei directer Besonnung vorgenommenen Transpirationsversuches zu zeigen versucht, welchen Werth die Transpirationsgrösse an einem typischen Tage der Regenzeit erreicht[1]).

Bei der Vergleichung der Transpirationsgrössen von Pflanzen feuchter Tropengebiete mit jenen mitteleuropäischer Gewächse wurden hinsichtlich letzterer natürlich Transpirationswerthe benützt, die unter gleichen äusseren Verhältnissen, also mit Ausschluss directer Besonnung, ermittelt worden sind[2]). Unter 17 tropischen Pflanzenarten transpirirten in Buitenzorg 9 Arten, d. i. ca. die Hälfte pro Tag und 1 qdm Blattfläche weniger als 1 g. Bei 6 Arten schwankte die Transpirationsgrösse zwischen 1 und 2 g und nur bei 2 Arten (*Phoenix sp.* und *Acalypha tricolor*) erreichte sie 2,6 resp. 3,25 g. Bei unseren einheimischen und eingebürgerten Kräutern und Holzgewächsen dagegen beträgt bei gleicher Versuchsanstellung die Transpiration nur selten weniger als 2 g pro Tag und 1 qdm; sie schwankt gewöhnlich zwischen 2 und 5 g, erreicht aber nicht selten auch 6—7 g und darüber. Wenn ich daraus die Folgerung ableitete, dass im feuchtwarmen Tropenklima die Gesammttranspiration mindestens um das Zwei- bis Dreifache hinter den Transpirations-

1) Für ein ganzes Blatt wurde eine Transpirationsgrösse von 856 g pro Tag, für eine ganze Pflanze mit 25 Blättern eine solche von 21,3 kg, mit 30 Blättern von 25,7 kg pro Tag berechnet.

2) Nach Giltay's einleitenden Bemerkungen (l. c., p. 615) könnte es den Anschein haben, als hätte ich dies in meiner Abhandlung nicht ausdrücklich bemerkt. Ich habe dort (l. c., p. 806) aber deutlich genug hervorgehoben, dass ich die Transspirationsgrössen in Graz „nach gleicher Methode" ermittelt habe wie in Buitenzorg. Das war doch übrigens ganz selbstverständlich.

grössen zurückbleibt, wie sie in unserem Klima gewöhnlich sind, so wird die Richtigkeit dieses Satzes durch die selbstverständliche Thatsache, dass auch in feuchten Tropengebieten die Transpiration bei directer Besonnung recht hohe Werthe erreichen kann, nicht umgestossen. Mit der Einschränkung, dass jene Folgerung zunächst bloss für die mit Ausschluss directer Besonnung transpirirenden Pflanzen gilt, wird dieselbe wohl kaum anzufechten sein. Uebrigens habe ich ja selbst (l. c., p. 814) ausdrücklich darauf hingewiesen, dass auch im feuchten Tropenklima die Pflanzen in den wenigen sonnigen Vormittagsstunden, namentlich bei directer Insolation, sehr stark transpiriren, und habe dann mit dem Umstande, dass die Maximal- und Minimalwerthe der Transpiration in feuchten Tropenländern viel weiter auseinander liegen als in unseren Gegenden, gewisse Structureigenthümlichkeiten des tropischen Laubblattes in Beziehung gebracht.

In seinem oben erwähnten Aufsatze giebt sich Burgerstein grosse Mühe, auf Grund einiger weniger von Wiesner und Figdor in Buitenzorg ausgeführter Transpirationsversuche den Nachweis zu führen, dass insolirte Pflanzen auch in feuchten Tropengebieten sehr stark transpiriren. Er vergleicht dann die ermittelten resp. berechneten Transpirationsgrössen mit den von mir in Buitenzorg festgestellten, statt dass er, was allein richtig gewesen wäre, die Transpirationsgrössen besonnter Pflanzen in unserem Klima zur Vergleichung herangezogen hätte. Diese Forderung hat auch Stahl erhoben (l. c., p. 123), und Giltay hat ihr durch seine Versuche mit *Helianthus* zu entsprechen versucht.

Von Wiesner wurden zunächst zwei Versuche mit Reispflanzen ausgeführt, wobei jede der beiden Pflanzen während einiger Vormittagsstunden transpirirte. Die Wägungen wurden nicht in gleichen Zeitabständen, sondern bei eintretendem Beleuchtungswechsel vorgenommen. Bei Pflanze A herrschte während der ersten Versuchsstunden diffuses Licht, oder die Sonne war eben als Scheibe zu sehen; in den letzten acht Minuten erst kam es zu wirklicher Insolation, und nun berechnet Burgerstein aus dem thatsächlichen nicht angegebenen Transpirationsverlust innerhalb dieses kurzen Zeitraumes die Transpirationsgrösse pro Stunde auf 10,57 g (Lebendgewicht der transpirirenden Theile 21,5 g). Pro 100 g Lebendgewicht beträgt sie 49,16 g. — Bei dem Versuche mit der Pflanze B herrschte zunächst durch 17 Minuten Sonnenschein. Burgerstein berechnet auf Grund des gleichfalls nicht angegebenen Transpirations-

verlustes eine Transpirationsgrösse von 15,35 g pro Stunde (Lebendgewicht 18,7 g); das macht pro 100 g Lebendgewicht 82,08 g. Nun trat durch eine Viertelstunde diffuse Beleuchtung ein, worauf dann wieder 16 Minuten lang die Sonne schien. In letzterem Zeitraum betrug aber die Transpiration bloss 8,91 g pro Stunde, resp. 47,64 g pro 100 g Lebendgewicht. Dies würde so ziemlich genau mit der Transpirationsgrösse der Pflanze A (49,16 g) übereinstimmen.

Worauf der so beträchtliche Unterschied in der Transpirationsgrösse der Reispflanze B bei directer Insolation beruht, ist aus den Mittheilungen Burgerstein's nicht zu entnehmen. Eventuell ist die bedeutend höhere Transpirationszahl von 15,35 g resp. 82,08 g pro 100 g Lebendgewicht, die für die ersten 17 Minuten nach Beginn des Versuches berechnet wurde, auf den Umstand zurückzuführen, dass die Pflanze vor Beginn des Versuches vielleicht durch längere Zeit beschattet war. Wenn man nämlich vorher beschattete Pflanzentheile plötzlich bei hoher Temperatur im directen Sonnenlichte transpiriren lässt, so erhält man häufig in den ersten 10, 20, 30 Minuten bedeutend höhere Transpirationszahlen als später, wenn sich der transpirirende Pflanzentheil der geänderten Beleuchtungsintensität bereits angepasst hat. Berechnet man dann aus dem Transpirationsverluste in den ersten 10—30 Minuten die Transpirationsgrösse für eine ganze Stunde, so erhält man leicht eine viel zu hohe Ziffer.

Nachstehend theile ich einige diesbezügliche Beispiele mit. Am 4. Juni l. J. liess ich ein ausgewachsenes Blatt von *Aesculus Hippocastanum* bei einer Temperatur von 22—24,3° C. und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 46—52 % im Freien bei directer Besonnung transpiriren. Von 10 zu 10 Minuten wurden mit Zwischenpausen von je 2 Minuten die Wägungen vorgenommen. Die Transpirationsverluste betrugen (von 9,10 Uhr Vorm. an) 1,3, 0,52, 0,27, 0,28, 0,26, 0,21, 0,25, 0,22, 0,21 g. Die Transpirationsgrösse sank also von 1,3 g nach 50 Minuten langer Besonnung auf 0,21 g herab und schwankte von nun an nicht mehr beträchtlich. Das Lebendgewicht der Spreitentheile betrug 8,54 g. Würde man nun der Berechnung den Transpirationsverlust von 1,3 g in den ersten 10 Minuten zu Grunde legen, so erhielte man pro 100 g Lebendgewicht eine Transpirationsgrösse von 91,3 g pro Stunde, während ein annähernd stationärer Zustand erst bei 14,7 g pro Stunde erreicht war.

Ein Halm von *Panicum laevigatum* mit drei Blättern erfuhr am 26. Juni bei directer Besonnung (Temperatur 28—28,3° C., relative Luftfeuchtigkeit 37—41 %) in aufeinander folgenden Zeiträumen von je 10 Minuten Transpirationsverluste von 0,15, 0,11, 0,09, 0,06, 0,05, 0,04, 0,04 g. Die Blätter rollten sich dabei etwas ein — das bekannte Schutzmittel gegen zu starke Transpiration. — Am 25. Juni wurde ein Versuch mit einem fünfblätterigen Zweige von *Syringa vulgaris* gemacht (Temperatur 24,3—26,2° C., relative Luftfeuchtigkeit 40—54 %). Die Transpirationsverluste betrugen in Zeiträumen von je einer halben Stunde 2,03, 1,21, 0,83, 0,59, 0,53 g. Nach einer Stunde waren die Blätter etwas welk, am Ende des Versuches aber wieder ganz turgescent.

Aus diesen Beobachtungen ergiebt sich, wie vorsichtig man sein muss, wenn die Berechnungen pro Stunde auf Grund der Transpirationsverluste in kürzeren Zeiträumen vorgenommen werden. Sobald das geringste Welken eintritt, kann man einen groben Fehler begehen und viel zu hohe Werthe berechnen. Jedenfalls hätte Burgerstein auf diese Fehlerquelle Rücksicht nehmen sollen. Da er sie übersehen hat, so ist die berechnete Transpirationsgrösse von 15,35 g resp. 82,08 g pro 100 g Lebendgewicht für die nachfolgende Vergleichung unbrauchbar. Wir legen derselben die für die Pflanze A berechnete maximale Transpirationsgrösse von 49,16 g und für die Pflanze B die Transpirationszahl von 47,64 g pro 100 g Lebendgewicht zu Grunde; das Mittel aus diesen Zahlen beträgt 48,4 g. So gross war also nach den beiden Versuchen Wiesner's die Transpiration einer Reispflanze bei directer Insolation pro Stunde und 100 g Lebendgewicht in Buitenzorg.

Und nun will ich das Ergebniss einiger Versuche über die Transpiration von Reispflanzen in unserem Klima mittheilen. Dieselben wurden im Grazer botanischen Garten mit im Freien erzogenen Pflanzen durchgeführt, welche auf einem für verschiedene Sumpf- und Wasserpflanzen bestimmten, stets inundirtem Beete recht gut gediehen und die für gesunde Reispflanzen charakteristische hellgrüne Farbe der Blätter besassen. Zunächst wurde Ende Juni und Anfang Juli mit einigen noch jungen Pflanzen experimentirt. Dieselben wurden mit den Wurzeln und der daran haftenden Erde vorsichtig ausgehoben und in mit Wasser gefüllte Glascylinder versenkt, die dann mit Kork und Baumwolle verschlossen wurden. Der in Folge des nicht vollkommen dichten Verschlusses resultirende, allerdings nur geringfügige Fehler wurde

[illegible] 1,52 g. [illegible] ergiebt [illegible] Stunde und [illegible] mit der- [illegible] Transpira- [illegible] Luft- [illegible] wenig [illegible] [illegible] Transpiration [illegible] die Trans- [illegible] transpirirten also in [illegible] dreimal so

stark als die Wiesner'schen Pflanzen in Buitenzorg. Dieser grosse Unterschied ist wohl hauptsächlich auf zwei Momente zurückzuführen. Zunächst auf den Umstand, dass in Buitenzorg die relative Luftfeuchtigkeit während der Ausführung der Versuche viel grösser war als in Graz; dort 72—82 %, hier 48—65 %; und zweitens darauf, dass Wiesner, wie aus den mitgetheilten Lebendgewichten hervorgeht, mit älteren, offenbar bereits ausgewachsenen Pflanzen experimentirte. Für den Reis gilt aber höchst wahrscheinlich dasselbe, was mein Vater[1]) für unsere vier Getreidearten constatirt hat, dass nämlich jüngere Pflanzen stärker transpiriren als ältere. Ich habe deshalb im September mit vollkommen ausgewachsenen, blühenden Reispflanzen noch weitere Transpirationsversuche durchgeführt. Die Pflanzen waren nur schwach bestockt, sonst aber kräftig entwickelt und mit lebhaft grünen Laubblättern versehen. Die Wasseroberfläche im Becherglase wurde mit einer Oelschicht gedeckt.

Reispflanze III (10. September).

Versuchszeit	Temperatur	Relative Feuchtigkeit	Transpirationsverlust
11,40—11,55 a. m.	19,6° C.	56 %	0,26 g
12 —12,15 p. m.	—	—	0,27 „
12,17—12,32 „ „	—	—	0,23 „
12,34—12,49 „ „	22,3° C.	45 %	0,22 „

Während der zweiten halben Stunde war die Sonne hin und wieder schwach verschleiert. Die Gesammttranspiration in einer Stunde betrug 0,98 g. Das Lebendgewicht der transpirirenden Theile (incl. Inflorescenz) 1,86 g. Sonach betrug die Transpiration pro Stunde und 100 g Lebendgewicht 52,6 g.

Die Reispflanze IV, mit welcher gleichfalls am 10. September zwischen 12 und 1 Uhr experimentirt wurde, wies pro Stunde einen Transpirationsverlust von 1,48 g auf; das Lebendgewicht der transspirirenden Theile (incl. Inflorescenz) betrug 3,1 g. Das ergiebt eine Transpirationsgrösse von 47,7 g pro Stunde und 100 g Lebendgewicht.

---

1) Friedrich Haberlandt, Ueber die Transpiration der Gewächse, insbesondere jene der Getreidearten. Landw. Jahrbücher von Nathusius und Thiel, V. Jahrg., 1876, p. 80.

Reispflanze V (20. September).

Versuchszeit	Temperatur	Relative Feuchtigkeit	Transpirationsverlust
12 —12,15 p. m.	18,5° C.	55 %	0,50 g
12,17—12,32 „ „	—	—	0,44 „
12,35—12,50 „ „	—	—	0,52 „
12,53— 1,8 „ „	18,7° C.	46 %	0,52 „

Während der zweiten Viertelstunde war die Sonne zeitweise etwas verschleiert. Gesammttranspiration in einer Stunde 1,98 g. Lebendgewicht der transpirirenden Theile (incl. Inflorescenz) 3,39 g. Das ergiebt pro Stunde und 100 g Lebendgewicht eine Transpiration von 58,4 g.

Im Durchschnitt transpirirten also die drei erwachsenen Reispflanzen pro Stunde und 100 g Lebendgewicht 52,9 g. Noch im September war demnach trotz der niedrigeren Temperatur die Transpiration der Reispflanzen bei directer Insolation in Graz etwas stärker als in Buitenzorg, woraus wohl deutlich hervorgeht, wie sehr eine höhere Luftfeuchtigkeit auch im directen Sonnenlichte die Transpiration herabsetzt.

Um die Transpirationsgrössen einiger bei uns einheimischer Gräser mit jener des Reises in Buitenzorg vergleichen zu können, stellte ich Ende Juni in den späteren Vormittagstunden mit abgeschnittenen, bereits ausgewachsenen (aber noch nicht blühenden) Halmen von *Alopecurus pratensis*, *Arrhenatherum elatius* und *Triticum repens* Versuche an, und zwar wieder im Freien bei directer Insolation. Die Versuchsobjecte wurden schon vor Beginn der Versuche durch längere Zeit dem Sonnenlichte ausgesetzt. Die Versuche selbst dauerten je 2 Stunden und mehrmalige Wägungen liessen den gleichmässigen Gang der Transpiration feststellen. Der Kürze halber seien nachstehend bloss die Versuchsergebnisse mitgetheilt.

Name der Pflanze	Temperatur	Relative Feuchtigkeit	Transpiration pro 1 Stunde u. 100 g Lebendgewicht
Alopecurus pratensis . .	23,7—24,7° C.	44—49 %	70,1 g
Arrhenatherum elatius .	26,6—27,5° „	55—57 „	59,3 „
Triticum repens . . .	24,3—25,5° „	38—45 „	88,7 „

Die Transpiration der Wiesner'schen Reispflanzen in Buitenzorg betrug im Durchschnitt bloss 48,4 g, blieb

also um ein Beträchtliches hinter den Transpirationsgrössen der genannten bei uns einheimischen Grasarten zurück[1]).

Ausser den beiden Wiesner'schen Reisversuchen werden von Burgerstein nur noch zwei Versuche mit Blättern von *Amherstia nobilis* mitgetheilt, welche von Wiesner und Figdor in Buitenzorg angestellt wurden. Ein ausgewachsenes grünes Blatt dieses Leguminosen-Baumes transpirirte im Freien bei directer Besonnung 8,44 g (Wiesner) resp. 7,77 g (Figdor) pro Stunde und 100 g Lebendgewicht. Da bei dem Figdor'schen Versuche die Sonne leicht verschleiert war, so möge hier bloss die von Wiesner ermittelte Zahl berücksichtigt werden. Dieselbe ist etwas höher als die von mir in Buitenzorg für das Blatt von *Cocos nucifera* bei directer Besonnung ermittelte Transpirationsgrösse von 6,74 g. Wenn auch nicht zu bezweifeln ist, dass Versuche mit einer grösseren Anzahl tropischer Holzgewächse u. A. auch weit höhere Transpirationszahlen ergeben würden, so dürften doch für die Mehrzahl der mit derben lederartigen Laubblättern versehenen Pflanzen feuchtwarmer Tropengegenden ähnliche Transpirationswerthe gelten, wie sie von Wiesner und Figdor für *Amherstia nobilis*, von mir für *Cocos nucifera* festgestellt worden sind.

Des Vergleiches halber habe ich nun wieder im Juni und Juli l. J. im Grazer botanischen Garten mit beblätterten Zweigen und einzelnen Blättern verschiedener einheimischer resp. eingebürgerter Holzgewächse Versuche angestellt und die Transpirationsgrössen bei directer Besonnung pro 1 Stunde und 100 g Lebendgewicht[2]) unter denselben Vorsichtsmassregeln ermittelt, welche schon oben Erwähnung fanden. Die Versuchsergebnisse sind in Kürze die folgenden:

Name der Pflanze	Temperatur	Relative Feuchtigkeit	Transpiration pro 1 Stunde u. 100 g Lebendgewicht
Aesculus Hippocastanum (1 Blatt)	22—24,3° C.	46—52 %	14,7 g
Corylus Avellana . . . (4 Blätter)	22—24 ° „	39—52 „	20,2 „

1) Dies gilt auch für den Fall, dass man die oben angefochtene Transpirationszahl von 82,08 g für die Reispflanze B mit in Rechnung zieht. Man erhält dann nämlich eine Durchschnittszahl (für beide Pflanzen) von 57 g pro Stunde und 100 g Lebendgewicht.

2) Und zwar der Blätter ohne die Zweige.

Name der Pflanze	Temperatur	Relative Feuchtigkeit	Transpiration pro 1 Stunde u. 100 g Lebendgewicht
Quercus Robur . . . (8 Blätter)	19,2—20 ° C.	57—61 %	20,9 g
Syringa vulgaris . . . (5 Blätter)	24,3—26,2° „	40—54 „	23,7 „
Vitis vinifera . . . . (1 Blatt)	19,2—20 ° „	57—61 „	39,2 „
Prunus Padus . . . (8 Blätter)	22 —24,3° „	46—52 „	46,7 „

Die Transpiration der angeführten Holzgewächse, bezogen auf das Lebendgewicht, war also in Graz bei directer Insolation ca. 2—6mal so stark als jene von *Amherstia nobilis* und *Cocos nucifera* zu Buitenzorg bei gleicher Exposition. — Um zu erfahren, wie stark ein derbes, lederartiges Laubblatt in unserem Klima bei directer Besonnung transpiriren kann, wurde noch ein Versuch mit einem Zweige von *Prunus Laurocerasus* ausgeführt, der sechs ausgewachsene Blätter besass. Das Exemplar, von dem der Zweig stammte, befand sich seit dem Frühjahre an einer sonnigen Stelle im Freien. Bei einer Temperatur von 23,7—24,7° C. und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 44 bis 49 % betrug der Transpirationsverlust pro Stunde und 100 g Lebendgewicht 17,6 g, d. i. ca. doppelt so viel als der des Blattes von *Amherstia* in Buitenzorg. —

Um darzuthun, „wie bedeutend die Transpiration in Buitenzorg sein kann," führt Burgerstein auch folgende gelegentliche Beobachtung Wiesner's an: Eingetopfte Exemplare von *Coleus*, einem zartblätterigen *Adiantum*, einer noch ganz krautigen *Jatropha* und endlich von *Mimosa pudica* gingen an einem ausnahmsweise ganz regenfreien, sonnigen Tage, an welchem sie noch dazu nicht begossen wurden, durch Verdorren zu Grunde! Was war denn wohl unter solchen Umständen Anderes zu erwarten? Lässt sich daraus auch nur die geringste Folgerung betreffs der Grösse der Transpiration unter normalen Verhältnissen an den natürlichen Standorten der betreffenden Pflanzen ableiten? Ebenso gut könnte Burgerstein irgend eine vor Nässe triefende Hymenophyllacee aus dem Urwalde heraus in die Sonne stellen, sie noch dazu recht trocken halten, und dann aus ihrem Verdorren den Schluss ableiten, dass auch die Hymenophyllaceen enorm stark transpiriren können. —

Ich gehe nun zur Besprechung der Giltay'schen Arbeit und ihrer Ergebnisse über. Vor Allem muss ich mich gegen die allerdings nicht direct ausgesprochene Behauptung Giltay's wenden, dass ich die relative Luftfeuchtigkeit Buitenzorgs und überhaupt Westjavas überschätzt hätte. Wenn Giltay meinen in Buitenzorg mit einem selbstregistrirenden Richard'schen Hygrometer angestellten Beobachtungen gegenüber hervorhebt, dass auch in Buitenzorg eine geringere Luftfeuchtigkeit herrschen kann (durchschnittlich 56 % auf Grund von 24 Beobachtungen zur Mittagszeit), so ist dem entgegenzuhalten, dass für die Gesammttranspiration vor Allem die ganze tägliche Kurve der Feuchtigkeitsschwankungen massgebend ist, nicht aber einzelne Minima. Und wenn er ferner meinen für Buitenzorg geltenden Angaben die für Batavia ermittelten Feuchtigkeitszahlen gegenüberstellt, so kann ich darauf nur erwidern, dass wir Beide unsere Transpirationsversuche nicht in Batavia, sondern in Buitenzorg angestellt haben. Dass Batavia ein trockeneres Klima besitzt als Buitenzorg, ist ja Allen, die Westjava kennen, hinlänglich bekannt. Nicht nur die Luftfeuchtigkeit, auch die jährliche Niederschlagsmenge ist eine viel geringere. Sie beträgt in Buitenzorg 4456 mm, in Batavia bloss 1868 mm[1]), d. i. um mehr als die Hälfte weniger. Und trotzdem herrscht in Batavia eine mittlere relative Feuchtigkeit von 83 %; zur Zeit des Westmonsuns, d. i. in der Hauptvegetationszeit sogar eine solche von 84,8 %. Giltay stellt diesem Werthe die für das ganze Jahr berechnete mittlere relative Feuchtigkeit an mehreren Orten Deutschlands gegenüber, die 74—86 % beträgt, obgleich er, wie er in einer Anmerkung zugiebt, darauf aufmerksam gemacht worden ist, dass für Mitteleuropa doch nur das Feuchtigkeitsmittel der eigentlichen Vegetationszeit — April bis September — zum Vergleiche herangezogen werden könne.

In Graz betrug die mittlere relative Feuchtigkeit[2]) im Durchschnitt der Jahre 1891—1896 im April 67,7 %, im Mai 70,1 %, im Juni 72,6 %, im Juli 73,4 %, im August 77,9 %, im September 81,6 %; daraus berechnet sich für das ganze Halbjahr ein Feuchtigkeitsmittel von 73,9 %; für Wien[3]) beträgt es im Durchschnitt

1) Vergl. Jul. Hann, Handbuch der Klimatologie, Stuttgart 1883, p. 324.

2) Nach den Beobachtungen der meteorolog. Station der Grazer Universität.

3) Nach den Jahrbüchern der k. k. Centralanstalt für Meteorologie und Erdmagnetismus in Wien.

der drei Jahre 1890—1892 für denselben Zeitraum 70,9 %. Dem gegenüber steht für Batavia im Westmonsun ein Feuchtigkeitsmittel von 84,8 %, für Buitenzorg ein solches von mindestens 87—89 %[1]). Und dieser beträchtliche Unterschied der relativen Luftfeuchtigkeit beruht keineswegs bloss darauf, weil es Nachts in Westjava feuchter ist als bei uns, wie Giltay annimmt. Auch tagsüber ist die Luftfeuchtigkeit, zumal in den Morgen- und Nachmittagsstunden, bedeutend grösser. Doch halte ich es wirklich für überflüssig darauf noch näher einzugehen. —

Giltay hat den dankenswerthen Versuch gemacht, für ein und dieselbe Pflanzenart, *Helianthus annuus*, die mittlere Transpirationsgrösse in Buitenzorg und in Wageningen (Holland) festzustellen. Er hat dabei übersehen, dass Holland in klimatographischer Hinsicht nicht mehr zum mitteleuropäischen, sondern zum atlantischen Klimagebiet gehört[2]), welches sich u. A. durch niedrigere Sommerwärme und hohe Luftfeuchtigkeit kennzeichnet. Giltay verspricht aber im Titel seiner Arbeit „Vergleichende Studien über die Stärke der Transpiration in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima“. Noch dazu hat Giltay seine Versuche in Wageningen nicht im Hochsommer, sondern in der Zeit vom 23. Mai bis 14. Juni durchgeführt. Selbst wenn er daher in Buitenzorg höhere Transpirationswerthe ermittelt hätte als in Wageningen, was aber nicht der Fall war, so hätte er damit meine Behauptung, dass die Transpiration der Pflanzen in unserem mitteleuropäischen Klima stärker ist als in Buitenzorg, keineswegs widerlegt.

Giltay experimentirte mit eingetopften *Helianthus*-Pflanzen, welche im Freien so exponirt wurden, dass sie zwar vor Regen, nicht aber auch vor directer Insolation geschützt waren. Als überraschendes Schlussergebniss sämmtlicher Beobachtungen, die an ganzen Tagen angestellt wurden, theilt Giltay mit, dass für Buitenzorg und Wageningen im Mittel dieselbe Transpirationszahl, nämlich 0,6 g pro Stunde und 1 qdm Blattoberfläche gefunden wurde. Trotz der hohen Lufttemperatur und der directen Einwirkung der Tropensonne war die Transpiration der *Helianthus*-Pflanzen in Buitenzorg auf Java nicht stärker als zu Wageningen in Holland, d. i. im atlantischen Klimagebiet Nordwesteuropas. Noch dazu

1) Ich bin leider nicht in der Lage, für Buitenzorg auf regelmässige meteorologische Beobachtungen gestützte Zahlen anzugeben.

2) Vergl. Julius Hann, Handbuch der Klimatologie, p. 449.

wurden die Versuche zu Buitenzorg nicht in der eigentlich nassen Jahreszeit, sondern im October und November, der Uebergangsperiode vom Ost- zum Westmonsun, durchgeführt; im December und Januar, der Zeit, in der ich experimentirte, hätte Giltay, wenn er es auch nicht zugeben will, wahrscheinlich noch niedrigere Werthe gefunden. Andererseits hat Giltay, wie schon oben erwähnt wurde, zu Wageningen nicht im Hochsommer, sondern im Mai und Juni experimentirt, und wenn er auch behauptet, dass in dieser Zeit warmes Wetter geherrscht hätte, so stimmt dies mit den von ihm mitgetheilten Temperaturbeobachtungen nicht ganz überein. Unter sämmtlichen 58 Beobachtungen finden sich 21 Tages-Temperaturen von bloss 10,4—16,6° C. Im Juli und August hätte Giltay auch zu Wageningen zweifellos höhere Transpirationszahlen gefunden. — Ich kann daher in dem oben angeführten Schlussergebnisse der Giltay'schen Versuche nicht nur keine Widerlegung meiner Ansicht betreffs der geringeren Transpiration im feuchten Tropenklima finden, sondern muss betonen, dass jenes Ergebniss vielmehr zu Gunsten meiner Ansicht spricht. In Tjibodas, wo der tropische Regenwald in seiner grössten Ueppigkeit gedeiht, fand Giltay auf dem freien Platz vor dem Laboratoriumsgebäude, wo directe Besonnung möglich war, eine Transpiration von bloss 0,39 g pro Stunde und 1 qdm, d. i. also ansehnlich weniger als in Wageningen. Dass in diesem Versuchsergebniss eine directe Bestätigung meiner von ihm angefochtenen Ansicht liegt, hat Giltay allerdings nicht erwähnt. —

Ueber die Transpirationsgrösse von *Helianthus annuus* in Mitteleuropa hat bereits vor mehr als vier Decennien Franz Unger[1]) eine längere Beobachtungsreihe veröffentlicht. Er experimentirte mit einer in einem Topfe wurzelnden jungen Pflanze; der Topf wurde in einen etwas grösseren Glastopf gestellt und durch einen entsprechenden Verschluss (mit Glasplatten und Baumwachs) dafür gesorgt, dass nur die Pflanze Wasserdampf abgeben konnte. Die so vorgerichtete Pflanze wurde nun an einem schattigen Ort des Wiener botanischen Gartens im Freien aufgestellt und vom 23. Juni bis 8. Juli 1853 täglich zur Mittagszeit gewogen. Der durchschnitt-

---

1) Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pflanzen XII. Neue Untersuchungen über die Transpiration der Gewächse. Sitzungsberichte d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, 44. Bd., p. 208, 209 und 348.

liche Transpirationsverlust betrug 55,54 g pro Tag. Die gesammte Blattoberfläche besass eine Ausdehnung von 229 qcm zu Beginn, von 319 qcm zu Ende der Versuchszeit; Unger legt demnach der Berechnung eine mittlere Flächenausdehnung von 274 qcm zu Grunde. Aus diesen von Unger ermittelten Daten ergiebt sich ein Transpirationsverlust von 0,84 g pro Stunde und 1 qdm, was gegenüber dem von Giltay für Buitenzorg und Wageningen ermittelten Werthe von 0,6 g eine ansehnlich stärkere Transpiration bedeutet.

Fr. Unger's Versuchspflanze ist ein noch junges Exemplar gewesen und das Gleiche gilt wahrscheinlich auch von den Giltay'schen *Helianthus*-Pflanzen[1]). (Ich schliesse dies u. A. aus dem Umstande, dass Giltay seine Versuche in Wageningen bereits am 23. Mai begonnen hat.) Um nun zu erfahren, wie stark die Transspiration einer älteren, fast ausgewachsenen Pflanze sei, habe ich Anfang Juli einige sehr kräftige, auf freiem Lande aufgewachsene *Helianthus*-Pflanzen in grosse Töpfe einsetzen lassen und dieselben nach 14 Tagen, als sie vollständig eingewurzelt waren und auch im directen Sonnenlichte keine Welkungserscheinungen mehr zeigten, zu Transpirationsversuchen benutzt. Die Töpfe wurden zu diesem Zwecke in Zinkblechgefässe mit zweitheiligem Deckel gestellt und ein genügend dichter Verschluss um den Stengel herum sowie an den Rändern und Fugen des Deckels durch ein Gemisch von Wachs und Talg erzielt. Die Wägungen wurden täglich um 8 Uhr früh vorgenommen[2]); um diese Zeit erfolgte auch das Nachfüllen von Wasser. Die Oberflächenbestimmung der Blätter durch Abzeichnen auf Papier und Wägung desselben wurde zu Beginn und am Ende jeder Versuchsperiode durchgeführt. Tagsüber waren die Pflanzen im botanischen Garten so aufgestellt, dass sie an sonnigen Tagen bis gegen 5 Uhr Nachmittags directes Sonnenlicht empfingen. Nachts und bei Regen befanden sie sich im Freien unter Dach.

---

1) Dass Giltay weder Alter und Grösse seiner Versuchspflanzen noch die Flächenausdehnung ihrer Laubblätter angiebt und endlich auch die factisch gefundenen Transpirationsverluste nicht mittheilt, erschwert leider in hohem Maasse die Beurtheilung seiner Versuchsresultate.

2) Während meiner Abwesenheit von Graz vom Laboranten des botanischen Instituts, H. Gasser.

Helianthus-Pflanze I.

Die täglichen Transpirationsverluste betrugen in der Woche vom 20.—26. Juli in Grammen: 727, 520, 648, 587, 755, 729, 800; also durchschnittlich pro Tag 679 g. Das Wetter war warm, der Himmel nur an einem Tage ganz heiter, sonst mehr oder minder bewölkt; kein Regen. Blattoberfläche (Ober- + Unterseite) 35,75 qdm zu Beginn, 41,31 qdm zu Ende des Versuches; Mittel 38,53 qdm. Sonach berechnet sich die Transpiration im Mittel auf 0,73 g pro Stunde und 1 qdm Blattoberfläche.

Helianthus-Pflanze II.

Die täglichen Transpirationsverluste betrugen in der Woche vom 4.—10. August in Grammen: 920, 1148, 1113, 1027, 1048, 874, 1156; also durchschnittlich pro Tag 1041 g. Das Wetter war warm, an 4 Tagen ganz heiter, sonst leicht bewölkt; an einem Tage fiel Regen. Blattoberfläche 59,12 qdm zu Beginn, 64,02 qdm zu Ende des Versuches. Mittel 61,07 qdm. Transpiration im Mittel 0,71 g pro Stunde und 1 qdm Blattoberfläche.

Helianthus-Pflanze III.

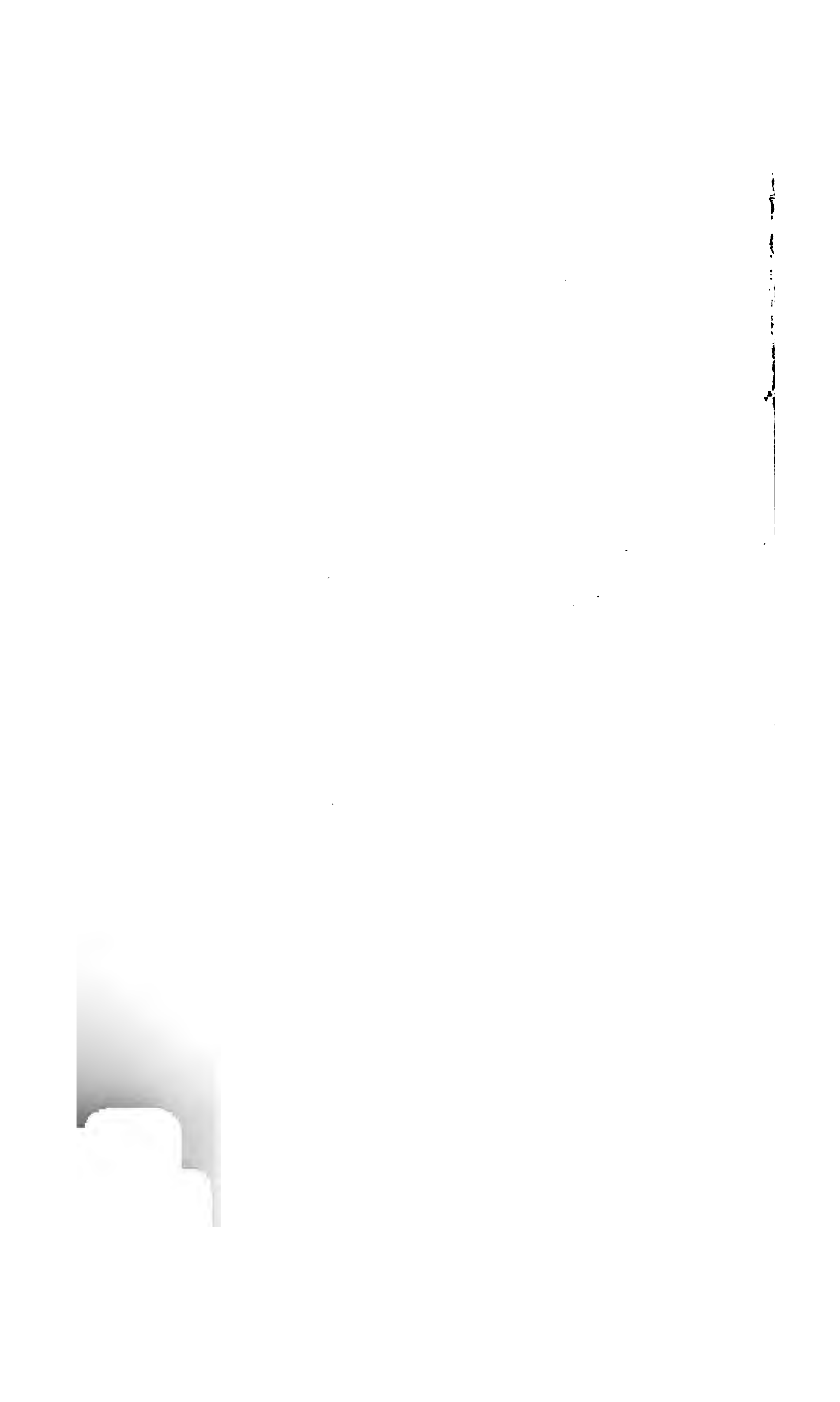
Die täglichen Transpirationsverluste betrugen vom 20.—23. Juli 311, 198, 226, 237 g, also durchschnittlich pro Tag 243 g. Blattoberfläche 13,4 qdm. Der Himmel war mit Ausnahme eines ganz heiteren Tages mehr minder bewölkt. Kein Regen. Transpiration im Mittel 0,75 g pro Stunde und 1 qdm Blattoberfläche.

Die Transpirationszahlen dieser drei *Helianthus*-Pflanzen, von welchen Pflanze III die jüngste war, stimmen untereinander gut überein. Im Mittel betrug die Transpiration 0,73 g pro Stunde und 1 qdm, d. i. zwar weniger als die Transpiration der viel jüngeren Unger'schen Pflanze, aber noch immer ansehnlich mehr als die der Giltay'schen Pflanzen in Buitenzorg und Wageningen. Sie war ferner fast doppelt so gross als die Transpiration der *Helianthus*-Pflanzen in Tjibodas. Es fällt dies um so mehr in's Gewicht, als während der Versuchsperioden die Bewölkungsverhältnisse einer ausgiebigen Transpiration nicht eben günstig waren.

Auf Grund der vorstehenden Darlegungen und Versuche halte ich demnach meine Annahme betreffs der geringeren Transpiration der Pflanzen feuchter Tropengebiete gegenüber der Transpiration im mitteleuropäischen Klima vollkommen aufrecht. Der Unterschied in der Grösse der Transpiration ist auffallender bei bloss diffuser Beleuchtung, er ist aber, soweit die freilich noch spärlichen Experimente lehren, auch dann noch vorhanden, wenn die transpirirenden Pflanzen direct besonnt werden. Auch bei directer Insolation setzt eben erhöhte Luftfeuchtigkeit die Transpiration herab. —

Es ist jedenfalls sehr bemerkenswerth, dass alle Autoren, welche gegen meine Ansicht bezüglich der niedrigeren Transpiration im feuchten Tropenklima aufgetreten sind, sich zugleich auch als Anhänger der Lehre von der hervorragenden Bedeutung resp. Unentbehrlichkeit der Transpiration für den Transport der Nährstoffe in den grünen Landpflanzen zu erkennen geben. Mit dieser Lehre ist eben der Nachweis, dass in feuchten Tropengebieten mit ihrer so überaus üppigen Vegetation die Transpiration geringer ist als in unserem Klima, kaum vereinbar. Allerdings lassen sich, wie dies Giltay am Schluss seiner Abhandlung gethan hat, zur Rettung der angefochtenen Lehre Hilfshypothesen ersinnen; ob damit aber etwas gewonnen ist, möchte ich bezweifeln. Man wird sich wohl nach und nach mit dem Gedanken vertraut machen müssen, dass der Transpirationsstrom nur eines der Mittel und nicht das wichtigste ist, das den Transport der Nährstoffe in der Pflanze besorgt. Im tropischen Regenwalde z. B. ist der „Hydathodenstrom“, wie ich den durch die Function activer oder passiver Hydathoden ermöglichten Saftstrom im Gegensatze zum „Transpirationsstrom“ nennen möchte, für viele Pflanzen jedenfalls ein wichtigeres Vehikel der Nährsalze als dieser letztere.

Inhalt
des vorliegenden 2. Heftes, Band XXXI.



Chemisch-physiologische Untersuchungen über das Zuckerrohr.

Von

F. A. F. C. Went.

Mit Tafel VIII.

I. Einleitung.

Vor einiger Zeit publicirte ich die Resultate meiner Untersuchungen über die chemische Physiologie des Zuckerrohrs[1]). Da dieselben indessen in holländischer Sprache und in einer den meisten Botanikern schwer zugänglichen Zeitschrift erschienen sind, möchte ich hier den Hauptinhalt dieser Abhandlung kurz mittheilen. Es wird sich dabei herausstellen, dass nur in gewisser Hinsicht meine Untersuchungen zu einem Abschluss gekommen sind, dagegen viele Fragen noch unerörtert bleiben mussten. Meine Abreise von Java war Ursache, dass ich selbst diese Fragen nicht mehr vornehmen konnte.

Meine Untersuchungen bezogen sich ausschliesslich auf eine einzige Varietät von *Saccharum officinarum*, das sogenannte Cheribonrohr, eine Sorte mit dunkelpurpurnem Stengel, welche ganz allgemein auf Java angepflanzt wird.

Zum besseren Verständniss mögen hier einige Worte der Kultur des Zuckerrohrs gewidmet werden und zwar speciell der Kultur nach dem sogenannten Reynososystem, welches im westlichen und mittleren Theile Javas ganz allgemein gebraucht wird. In Ost-Java wird dagegen viel gepflügt; Rohr in dieser Art kultivirt, habe ich indessen nicht untersucht. Zweck des Reynososystems ist,

1) Onderzoekingen omtrent de chemische physiologie van het Suikerriet. Mededeelingen van het Proefstation voor Suikerriet in West-Java te Kagok-Tegal, No 25. Archief voor de Javasuikerindustrie, Soerabaia 1896, IV, p. 525.

weil im Gegensatz zum Pflügen Händearbeit benutzt wird, diese Arbeit auf ein Minimum zu reduciren, derart, dass nur die halbe Oberfläche des Feldes bearbeitet wird. Das geschieht in der folgenden Weise.

Nachdem die Abwässerungsgräben gemacht sind, werden mit der Hacke parallele Pflanzfurchen gegraben, welche durch unbearbeitete Dämme von einander getrennt sind (die Dämme sind meist ebenso breit wie die Furchen); die aus diesen Furchen ausgegrabene Erde wird auf die Dämme angehäuft. Nach mindestens einem Monat werden die Stecklinge in die Furchen gelegt. Bekanntlich wird der alleroberste jüngste Theil des Stengels zu Stecklingen benutzt (wenn man nicht Rohr ausschliesslich zu Vermehrungszwecken zieht, welches man dann etwa 6 Monate alt werden lässt und ganz zu Stecklingen zerschneidet); diese Stecklinge lässt man entweder erst auf Zuchtbeeten aussprossen oder pflanzt sie gleich in die Furchen, wobei die Stecklinge horizontal gelegt werden. Meistens bestehen die Stecklinge aus 2—3 Internodien, im idealen Fall enthalten sie nur einen einzigen Knoten mit einer Knospe. Wenn die jungen Pflanzen eine bestimmte Höhe erreicht haben, wird etwas von der angehäuften Erde in die Furchen geschüttet; das wird später noch einige Male wiederholt und auch etwas Erde von den Dämmen abgegraben, so dass zuletzt die junge Pflanze ein wenig erhöht steht und dort, wo früher ein Damm war, sich jetzt eine Einsenkung befindet. Je höher die Erdanhäufung um die Pflanze herum stattfindet, desto mehr Wurzelanlagen werden zu Wurzeln auswachsen. Während anfangs nur der eine Stengel aus der Stecklingsknospe gesprossen, der primäre Stengel, vorhanden ist, laufen nachher auch die unteren Seitenknospen dieses Stengels aus und bilden ein Bündel von secundären Stengeln, welche bald den primären Stengel in ihrem Wachsthum erreichen. Wenn die Pflanze weiter wächst, sterben die unteren Blätter allmählich ab, werden dann auch oft entfernt, weil die Pflanzer glauben, dass dadurch das Reifen des Zuckerrohrs befördert wird.

Nach etwa 10 Monaten tritt bei einem Theil der Pflanzen Blüthe ein; die Veränderungen, welche dabei stattfinden, wurden aber von mir nicht untersucht, ebensowenig die Keimung der Samen in den Kreis der Untersuchungen hineingezogen.

Zur Reife braucht das Zuckerrohr ungefähr 12 Monate, die Zeit kann aber etwas wechseln je nach dem Klima und den Bodenverhältnissen. Bemerkt mag noch werden, dass das Pflanzen

stattfindet in der Mitte der trocknen Jahreszeit, des Ostmonsuns, etwa Juli bis September. Während der ersten Monate werden die jungen Pflänzchen durch Irrigation im Leben erhalten, bis die Regenzeit eintritt, etwa November. Diese hält dann an bis im April oder Mai, so dass das Rohr die letzte Zeit seiner Reife wieder in ziemlicher Trockenheit durchmacht. Die Regenmenge vertheilt sich etwa in der nachfolgenden Weise (in dieser Tabelle sind die Regenbeobachtungen an der Versuchsstation West-Java im Jahre 1894 — welches ein Durchschnittsjahr war — eingetragen worden):

Januar . . .	423,5 mm	Juli	18,1 mm
Februar . .	448,3 „	August . . .	6,3 „
März . . .	214,5 „	September . .	39,4 „
April . . .	85,1 „	October . .	125,1 „
Mai	105,0 „	November . .	232,3 „
Juni	39,5 „	December . .	397,8 „

Diese kurzen Bemerkungen werden hoffentlich genügen, um Alles, was ich weiter über den Stoffwechsel des Zuckerrohrs mittheilen werde, verständlich zu machen.

Es erübrigt noch, in dieser Einleitung anzugeben, was über die Umbildung und Wanderung der Kohlenhydrate beim Zuckerrohr bekannt war; im Ganzen ist das ziemlich wenig.

Winter[1]) fand die Spitze des Stengels zuckerärmer als die Mitte, während diese ungefähr ebensoviel Zucker enthielt wie der untere Theil. Als er Knoten und Internodien verglich, stellte sich heraus, dass in den Knoten stets wenig Zucker vorkommt, während in jedem Internodium die Peripherie am zuckerärmsten ist. Winter gab sich auch die Mühe, Parenchym und Fibrovasalstränge grob mechanisch zu trennen; wenn das auch nicht vollkommen gelang, so kam er doch zum Resultate, dass der meiste Zucker im Parenchym enthalten ist.

Im Saft von reifem Zuckerrohr fand Winter Saccharose und d-Glukose, dagegen keine Fructose; auch der Saft des Hauptnervs der Blätter enthielt Saccharose und Glukose, dagegen konnte mit den angewandten Methoden keine Fructose nachgewiesen werden.

1) H. Winter, De chemische Samenstelling van het Suikerriet. Mededeelingen van het Proefstation West-Java, I, 1890, p. 26—39.

Uebrigens fand Winter im Rohrsafte Aepfelsäure und Bernsteinsäure, dagegen keine Oxalsäure, Citronensäure oder Weinsäure.

Später untersuchte Winter[1]) noch zwei wilde Zuckerrohrarten: *Saccharum spontaneum* L. (auf Java „Glagah" genannt) und *S. Soltwedeli* Kobus (auf Java „Glongong" genannt); bei Beiden fand er Saccharose und Glukose, aber nur bei der zweiten genannten Art Stärke. Der beim Pressen dieser Arten aus den Gefässbündeln hervortretende Saft wurde untersucht und enthielt keinen Zucker.

Kobus fand in Stengelspitzen des Zuckerrohrs 3,50 % Saccharose, 0,96 % Glukose und 0,44 % Eiweiss, dagegen in dem oberen, schon gefärbten Theile des Stengels 10,70 % Saccharose, 0,49 % Glukose und 0,25 % Eiweiss[2]). In den Blattscheiden fand er eine Stärkescheide um die Fibrovasalstränge; in den jüngsten Blattscheiden fand er nur Stärke, keine Glukose, welche in älteren Blattscheiden wohl angetroffen wird (mit Ausnahme der allerältesten).

Van Breda de Haan[3]) beobachtete Stärke in den Chlorophyllkörnern der Blätter und in den Zellen um die Fibrovasalstränge der Blattscheiden und der Stengelspitze, während er in erwachsenen Internodien keine oder fast keine Stärke mehr finden konnte. Mikrochemisch fand er Bernsteinsäure und Aepfelsäure und in der Nähe der Stengelspitze Gerbstoff.

Beeson[4]) fand in Uebereinstimmung mit Winter, dass die Knoten mehr Rohfaser und weniger Saccharose und Glukose enthalten wie die Internodien.

Maxwell[5]) bestimmte einige der organischen Substanzen (nicht Zucker), welche im Rohrsafte vorkommen; er fand u. A. Asparagin und Gummiarten.

---

1) H. Winter, Mededeelingen van het Proefstation Midden-Java. Uit het Laboratorium, 1890, No. 5. Bydrage tot de Kennis der wilde Suikerrietsoorten, p. 28–35

2) J. D. Kobus, Bydragen tot de Kennis van den bouw en de ontwikkeling van het Suikerriet, I, p. 7; II, p. 27—29. Proefstation Oost-Java, No. 19, 1889 und No. 39, 1892.

3) J. van Breda de Haan, Jaarverslag over 1891 van het Proefstation voor Suikerriet in West-Java, 1892, p. 9, 10.

4) J. L. Beeson, A study of the constituents of the nodes and internodes of the Sugar Cane. Bulletin of the Sugar Experiment Station New-Orleans, La., 2nd Ser., No. 38, 1895, p. 1341—1349.

5) Walter Maxwell, Organic Solids not Sugar in Cane Juices. Bulletin Sugar Experiment Station New-Orleans, La., 2nd Ser., No. 38, 1895, p. 1371—1395.

Prinsen Geerligs[1]) hat auf meine Bitte eine Untersuchung angestellt über die Zuckerarten der Rohrblätter; er fand d-Fructose, d-Glukose und Saccharose im Verhältniss von 1 : 2 : 4, als er frische Blätter untersuchte, welche Morgens um 11 Uhr im vollen Sonnenschein gepflückt waren. Zweitens untersuchte er, welche Zuckerarten in unreifen Stengeln sich vorfinden. Dabei wurde die Anwesenheit derselben drei Zucker constatirt. Der Fructosegehalt sinkt beim Reifen, bei ganz reifen Stengeln bis 0. Die folgende Tabelle giebt z. B. den Zuckergehalt von verschiedenen Rohrproben:

	Saccharose	Glukose	Fructose
Ungefärbte obere Theile von 6 Monate alten Stengeln	1,02	1,24	1,25
Ungefärbte obere Theile von 9 Monate alten Stengeln	1,90	1,30	0,70
Gefärbte untere Theile von 9 Monate alten Stengeln	16,50	0,60	0,20

Wenn ich jetzt übergehe zur Besprechung meiner eigenen Untersuchungen, so mag bemerkt werden, dass dieselben sich eintheilen lassen in einen mikrochemischen und einen makrochemischen Theil. Die ersteren ergaben Resultate, welche vollkommen im Einklang stehen mit den bekannten grundlegenden Arbeiten von Sachs und De Vries (auf einige kleine Verschiedenheiten werde ich unten noch hinweisen). Wenn ich dieselben dennoch hier kurz anführe, so geschieht das erstens, weil bis jetzt an tropischen Pflanzen derartige Untersuchungen noch wenig gemacht worden sind und zweitens, weil die von den genannten Forschern untersuchten Pflanzen keine Saccharose enthielten, mit Ausnahme der von De Vries ausführlich behandelten Zuckerrüben[2]); dort aber spielt die Saccharose jedenfalls eine ganz andere Rolle, wo sie nur in einem bestimmten Organ als Reservestoff gespeichert wird und jedenfalls in Blatt und Stengel nicht aufgefunden wird.

Die makrochemischen Beobachtungen bilden den Hauptgegenstand meiner Untersuchungen; dieselben sind, so weit mir bekannt, bis jetzt noch bei keiner anderen Pflanze, wenigstens in einer derartigen Vollständigkeit, ausgeführt.

1) H. C. Prinsen Geerligs, Die Zuckerarten des Zuckerrohrs. Chemiker-Zeitung 1896, 20, No. 75.

2) H. de Vries, Beitr. z. spec. Physiologie landwirthschaftl. Kulturpflanzen. VII. Wachsthumsgeschichte der Zuckerrübe. Landwirthschaftl. Jahrbücher, Bd. VIII, 1879, p. 417—498.

II. Mikrochemische Untersuchung.

1. Blätter.

Das Verhalten der Kohlenhydrate der Blätter wurde nur ganz vorläufig untersucht. Bekanntlich stehen die Assimilationszellen hier nach dem Kranztypus Haberlandt's, also radienförmig um die Gefässbündelscheiden herum. Die stärkeren Gefässbündel nehmen die ganze Dicke des Blattes ein, die dünneren liegen an der Unterseite. In den Chloroplasten lässt sich leicht Stärke nachweisen, wenn das Blatt bei Tage gepflückt wurde. Die Stärke wird also der Hauptsache nach an der Blattunterseite gefunden werden; bei der Sachs'schen Jodprobe ist das Blatt an der Unterseite auch stets am dunkelsten gefärbt, Nachmittags meistens dunkelblau, während Morgens früh die Stärke ganz oder fast ganz verschwunden ist. Die Stärke wandert also während der Nacht fast gänzlich aus dem Blatte aus (da nach den schon mitgetheilten Untersuchungen von Prinsen Geerligs das Zuckerrohr keine Maltose enthält, wird die Stärke vermuthlich zu d-Glukose hydratirt).

Bei einer mikrochemischen Untersuchung stellt sich heraus, dass der Hauptnerv nur sehr wenig Stärke enthält, dass aber die Stärkemenge in den Chloroplasten zunimmt, je mehr man sich dem Blattrande nähert, während man umgekehrt in den Parenchymzellen des Hauptnervs sehr viel reducirenden Zucker findet, dessen Menge abnimmt nach dem Blattrande zu. Welcher reducirende Zucker hier vorhanden, ist mikrochemisch natürlich nicht nachzuweisen, da wir ja kein Mittel besitzen, um Glukose und Fructose mikrochemisch von einander zu unterscheiden. Die Reaction auf Saccharose gelingt nicht, da das Blattgewebe sich in warmer Kalilösung braun färbt und weil ausserdem zu viel reducirender Zucker vorhanden ist. Das gewöhnliche mikrochemische Reagens auf Saccharose ist ja recht schön für Zellen, welche keinen anderen Zucker enthalten und keine Stoffe, welche sich mit Kalilauge braun färben, aber wenn reducirender Zucker vorhanden und ein Niederschlag von Kupferoxydul gebildet wird, ist es sehr schwierig sich ein Urtheil zu bilden über eine etwaige violette Farbe des Zellinhalts. Da diese Uebelstände sich beim Zuckerrohr nicht nur bei den Blättern, sondern auch im Stengel hervorthun, hat die mikrochemische Untersuchung auf Saccharose wenig Resultate geliefert.

Eine andere Reaction habe ich zwar gesucht, aber nicht gefunden, es sei denn, dass sehr viel Saccharose vorhanden ist, da man dieselbe dann in absolutem Alkohol zum Auskrystallisiren bringen kann; aber wo viel Saccharose, findet sich meistens wenig reducirender Zucker und dort lässt sich also das gewöhnliche Reagens auch anwenden.

Ich erinnere hier nochmals daran, dass Prinsen Geerligs bei der makrochemischen Untersuchung von Rohrblättern d-Fructose, d-Glukose und Saccharose im Verhältniss von 1 : 2 : 4 fand. In diesem Verhältniss werden sie also wahrscheinlich nach dem Stengel transportirt. Der Entwurf wurde zwar gemacht zu einer Untersuchung der Zucker- und Stärkemengén des Blattes zu verschiedenen Tageszeiten, um dadurch die Bildung und Umwandlung dieser Kohlenhydrate kennen zu lernen, kam aber durch meine Abreise von Java nicht zur Ausführung.

In den Blattscheiden findet man mikrochemisch viel reducirenden Zucker und (wenn auch schwierig) Saccharose in den Parenchymzellen. Die Stärke findet sich ausser in den Chloroplasten auch in den Zellen der Stärkescheide der Fibrovasalstränge. Sowohl die Menge des Zuckers wie auch der Stärke nehmen ab, wenn man sich dem Rande der Blattscheide nähert. Wird eine Pflanze verdunkelt, so verschwinden die Stärke aus der Scheide ganz, der reducirende Zucker und die Saccharose zum grössten Theile.

2. Wurzeln.

Wenn man die ruhenden Wurzelanlagen eines Stengelknotens untersucht, findet man darin weder Saccharose noch reducirenden Zucker; die Wurzelspitze enthält etwas Eiweiss. Stärke befindet sich nur in der Calyptraanlage, wo auch ein wenig eisenbläuender Gerbstoff vorhanden ist. Werden Stecklinge ausgepflanzt, dann sieht man schon nach 1 oder 2 Tagen eine Vermehrung des Glukosequantums in den Zellen, welche in der Nähe der Wurzelanlagen liegen; ebenfalls tritt alsdann reducirender Zucker auf an der Anheftungsstelle der Wurzeln im Centralcylinder. Ganz ähnlich wie bei Stecklingen verhält sich die Sache, wenn die Wurzelanlagen bei einem jungen Stengel hervorsprossen. Es scheint, als ob Invertzucker der jungen Wurzel zuströmt.

Wenn man kräftig wachsende Wurzeln untersucht, findet man Gerbstoff nur in der Calyptra und dort auch nur, wenn die Wurzel

sich im Lichte entwickelt hat und die Wurzelhaube demnach eine rothe Farbe besitzt. Eiweiss findet sich nur im Meristem und in den jüngsten Siebsträngen des Centralcylinders, Stärke ausschliesslich in den Zellen der Calyptra, welche oft von Stärke strotzen. Der weitere Theil der Wurzel enthält höchstens einige vereinzelte, ganz winzige Amylumkörnchen.

Junge Wurzeln von $^1/_2$—1 cm Länge enthalten überall viel reducirenden Zucker, mit der alleinigen Ausnahme des Vegetationspunktes und der Calyptra. An älteren Wurzeln findet man oft an der Basis im Centralcylinder (wo die Rinde schon abgestorben) etwas reducirenden Zucker, bisweilen auch noch geringe Mengen im übrigen Theile der Wurzel, aber sehr viel an der Spitze, obschon auch hier der Vegetationspunkt wieder zuckerfrei ist und zwar erstreckt sich der Zucker genau bis dort, wo das Eiweiss anfängt; vermuthlich wird also hier der Zucker zur Eiweissbildung benutzt.

Eine Saccharosereaction ist in den Wurzeln entweder nicht zu bekommen oder so schwach, dass ich es nicht mit Sicherheit zu behaupten wage, dass dieser Zucker dort vorhanden ist.

Was die Zuckerarten betrifft, lässt sich also annehmen, dass ein reducirender Zucker aus dem Stengel in die wachsenden Wurzeln hineinwandert (entstehen die Wurzeln an einem älteren Internodium, dann wird also Saccharose invertirt werden müssen; das wird später noch näher bestätigt werden). Dieser Zucker häuft sich an in dem Theil der Wurzelspitze, wo Zellstreckung stattfindet, wird weiter im Meristem zur Eiweissbildung verbraucht, theilweise auch in der Calyptra als Stärke abgelagert. In jeder Hinsicht verhalten sich also die Wurzeln des Zuckerrohrs ganz übereinstimmend mit den von Sachs untersuchten.

3. Stengel.

Bei einer mikrochemischen Untersuchung des Stengels werden Resultate erhalten, welche vollkommen mit denen von Sachs und De Vries stimmen, mit Ausnahme des Vorkommens von Stärke im Vegetationspunkt. Ich kann mich also hier kurz fassen.

Reducirender Zucker und Saccharose, Stärke und Gerbstoff werden im Parenchym gefunden, nicht in den Fibrovasalsträngen, während Eiweiss im Siebtheil, besonders der jüngeren Gefässbündel vorhanden ist. Die in der Einleitung genannten Versuche Winter's

und Beeson's ergaben makrochemisch dasselbe Resultat, ebenso die Untersuchung des Saftes, der beim Auspressen des Rohres anfänglich aus den Gefässbündeln hervortritt; dieser wird übrigens wahrscheinlich nur aus den grossen Gefässen des Holztheiles stammen, und es wird wohl kaum Jemand wundern, dass darin keine Zuckerarten gefunden werden.

Der eigentliche Vegetationspunkt enthält keinen reducirenden Zucker; dieser tritt erst auf im vierten oder fünften, eben sichtbaren Internodium (ungefähr 2 cm von der Spitze); die Menge nimmt dann in jedem weiteren Internodium zu, bis das Maximum erreicht ist in der Zone des Maximalwachsthums; darauf findet man eine Abnahme derart, dass in den untersten Internodien des Stengels fast kein reducirender Zucker mehr gefunden wird. Die Knoten enthalten meistens fast keinen Zucker.

Die Saccharose scheint erst gefunden zu werden einige Internodien niedriger wie der reducirende Zucker, indessen die oben schon besprochene unsichere Reaction ist Ursache, dass ich dieses unter allem Vorbehalt mittheile. Von hier an nimmt die Saccharosemenge in jedem älteren Internodium zu, um nur im allerältesten Theile des Stengels wieder zu sinken.

Die grösste Stärkemenge findet sich im Vegetationspunkte, während sie von hierab stets kleiner wird, erst noch gleichmässig verbreitet, aber dort, wo Zucker auftritt, nur noch in den Knoten und den Gefässbündelscheiden vorkommt. In erwachsenen Internodien ist die Stärke ganz oder fast ganz verschwunden.

Gerbstoff findet man in grossen Quantitäten im Vegetationspunkte, darunter nur noch in den Knoten, wo er in erwachsenen Gliedern gänzlich verschwunden ist; dieser Gerbstoff ist eisengrünend. In erwachsenen Internodien findet man in den Epidermiszellen mit rothem Zellsaft einen eisenbläuenden Gerbstoff.

Eiweiss findet sich nur im Vegetationspunkt und den Siebtheilen der jüngsten Gefässbündel.

Untersuchen wir die jünsten Blätter und Blattscheiden, so ist die Vertheilung der oben genannten Stoffe ganz analog denen des Stengels. Die jüngsten Blätter enthalten keinen Zucker, aber viel Stärke und Eiweiss; nachher wird das Eiweiss noch im Siebtheil der Gefässbündel angetroffen, während die Stärke nur in den Zellen der Stärkescheide erhalten bleibt. Zucker (reducirender) tritt in grosser Menge im dritten oder vierten Blatte auf und nimmt darauf

wieder allmählich ab. Gerbstoff findet sich nur in geringer Menge, oft nur in einigen isolirten Zellen und ausschliesslich in der inneren Epidermis der jungen Blätter und Blattscheiden.

Mit Ausnahme des Verhältnisses der Stärke im Vegetationspunkte finden wir also in jeder Hinsicht Uebereinstimmung mit den von Sachs und De Vries untersuchten Pflanzen.

Zur Beobachtung der Umwandlungen, welche die Kohlenhydrate erfahren, wenn ein junger Spross sich entfaltet, wurden Stecklinge ausgepflanzt und täglich je einer untersucht. Zu Stecklingen wurden hierbei nicht die jüngsten Internodien benutzt, sondern ältere, wo schon eine deutliche Saccharosereaction sichtbar war, damit eventuelle Umwandlungen der Saccharose beobachtet werden konnten. Ich will hier das Resultat dieser Untersuchungen nur ganz kurz resumiren, da es vollkommen übereinstimmt mit demjenigen, was uns bei anderen Pflanzen bekannt ist.

Schon nach etwa 2 Tagen sieht man, dass die Menge des reducirenden Zuckers in den Stecklingen grösser wird, besonders in der Nähe der Knospen. Diese Zunahme hält in den nächsten Tagen an, besonders in der Nähe der Gefässbündel, welche zur Knospe führen. Wenn die Blätter der entsprossenden Knospe zu ergrünen anfangen, nimmt die Menge des reducirenden Zuckers im Steckling wieder ab; besonders in der Nähe der jungen Pflanze finden sich davon nur noch Spuren. Viel später beobachtet man dann wieder eine Zunahme des reducirenden Zuckers in der Nähe der Schnittfläche des Stecklings; diese Erscheinung steht aber wohl in keinem Zusammenhang mit dem Hervorsprossen der Knospen, ist eher eine Folge des Absterbens der Zellen in der Nähe der Schnittflächen. Stärke fehlte ganz oder fast ganz in den Stecklingen, als diese ausgepflanzt wurden; aber nach 2 oder 3 Tagen wurden Amylumkörnchen in der Stärkescheide der zur Knospe verlaufenden Fibrovasalstränge beobachtet. In den nächsten Tagen nimmt die Stärkemenge zu, tritt stets auf in den Stärkescheiden, jetzt aber auch bei den übrigen Gefässbündeln. Nach etwa 10 Tagen war die Stärkemenge wieder geringer, nahm jetzt fortwährend ab, um nach etwa 20 Tagen ganz zu verschwinden; die letzte Stärke des Stecklings findet man in der Stärkescheide der Gefässbündel in der unmittelbaren Nähe der jungen Pflanze.

Die Saccharosemenge des Stecklings blieb scheinbar unverändert bis zum Augenblick, wo dieser anfing zu faulen. Natürlich

nur scheinbar, weil die Reaction keine einigermassen sichere Schlüsse gestattet auf die Menge der Saccharose, während doch der reducirende Zucker und die oben genannte Stärke nur aus dieser Saccharose hervorgegangen sein können. Zum Wachsthum der jungen Pflanzen wird also ein reducirender Zucker benutzt, der zeitweise als transitorische Stärke um die Gefässbündel abgelagert werden kann; in älteren Internodien entsteht dieser Zucker durch Inversion von Saccharose, in jüngeren ist er als Glukose und Fructose schon vorhanden.

Es erübrigt noch mitzutheilen, welche Veränderungen in den sprossenden Knospen stattfinden. Betrachten wir zunächst die ruhenden Knospen: im Stengeltheil derselben findet man viel Eiweiss und sehr wenig Stärke, Zucker fehlt. Die Knospenschuppen enthalten ein wenig Stärke, besonders die äusseren; hier finden sich auch Spuren reducirenden Zuckers, während nur die inneren Blätter Eiweiss enthalten. Gerbstoff findet sich speciell in den Zellen der inneren Epidermis, daneben auch im Stengeltheil der Knospe.

Schon nach 1 oder 2 Tagen des Auspflanzens der Stecklinge tritt Zucker auf in den Knospen (Saccharose wurde in diesen jungen Stadien nie gefunden, wo hier also von Zucker die Rede ist, wird immer reducirender Zucker gemeint), wobei aber die jüngsten Blätter und ebenfalls der Vegetationspunkt dessen stets (auch später) völlig entbehren. Unter dem Vegetationspunkt finden sich aber grosse und in den folgenden Tagen stets steigende Quantitäten Zuckers. Während der junge Stengel wächst und der Unterschied zwischen Internodien und Knoten sich hervorhebt, sieht man, dass der Zucker sich anhäuft in den Internodien und dass die jüngeren Glieder weniger enthalten wie die älteren, während der Fuss des Stengels fast zuckerfrei ist. Wenn die unteren Knospen des jungen Stengels anfangen zu sprossen, sieht man die Zuckermenge in der Nähe dieser Knospen zuerst zunehmen, um später wieder abzunehmen, ein Verhältniss, das vollkommen demjenigen gleicht, dem wir bei Stecklingen begegnet sind.

In den Knospenschuppen tritt zuerst Zucker auf in den äusseren; wenn diese aufhören zu wachsen, nimmt die Zuckermenge wieder ab, um zuletzt gleich Null zu werden. Zu gleicher Zeit steigt die Quantität des Zuckers in den mehr nach innen gelegenen Schuppen, worauf auch hier wieder eine Abnahme folgt. Dasselbe Verhältniss zeigen nachher die jungen Blätter, wobei die allerjüngsten immer

zuckerfrei bleiben. Die Vertheilung des Zuckers ist aber jetzt derjenigen im erwachsenen Rohre vollkommen gleich geworden.

Wenden wir uns jetzt zur Stärke. Wenige Tage, nachdem der Steckling ausgepflanzt, sieht man, dass die Stärkemenge im Stengel und den äusseren Knospenschuppen grösser wird. Diese Zunahme hält an, wobei sich die meiste Stärke im Vegetationspunkte anhäuft. In den äusseren Knospenschuppen nimmt dann die Stärke wieder ab, um schliesslich ganz zu schwinden, während sie in den inneren zunimmt. Auch für die jungen Blätter gilt ein Gleiches, wobei bemerkt werden muss, dass die Stärke immer in etwas jüngeren Theilen auftritt wie der Zucker; dort, wo Zucker erscheint, ist die Stärke schon im Schwinden. Wie früher schon hervorgehoben wurde, findet man auch in erwachsenen Blättern Stärke um die Gefässbündel; zwar ist die Stärkemenge geringer wie in jungen Blättern, aber die einzelnen Körner sind viel grösser. Im Stengel häuft sich die meiste Stärke an im Vegetationspunkte, von dort an nimmt die Menge ab, erhält sich noch am längsten in den Knoten und den Zellen der Stärkescheide der Fibrovasalstränge, während noch niedriger keine oder fast keine Stärke mehr angetroffen wird; eine einzige Ausnahme giebt es bei dieser zuletzt genannten Regel, nämlich, wo Knospen hervorsprossen, findet sich Stärke um die Gefässbündel, welche zu diesen Knospen führen.

Im Stengel von etiolirten Pflanzen war fast kein Zucker zu finden; Stärke war vorhanden, aber nur in sehr geringer Menge; sie fehlte aber in den Zellen der Stärkescheide der Gefässbündel der Blattscheide.

Die Gerbstoffmenge bleibt 5—8 Tage nach dem Auspflanzen unverändert, darauf finden wir eine Zunahme, wobei der Gerbstoff sich besonders im Vegetationspunkte anhäuft. Bisweilen ist der allerjüngste Theil des Meristems gerbstofffrei, in anderen Fällen nicht. In den älteren Theilen des jungen Stengels findet man den Gerbstoff nur in einigen Parenchymzellen, und zwar besonders in den Knoten und an der Stengelperipherie. Internodien, welche schon dem blossen Auge sichtbar sind, sind gerbstofffrei. Wenn die junge Pflanze weiter gewachsen, finden wir in alten Knoten auch keine Spur Gerbstoff mehr, und es hält sich dieser nur noch in den farbigen Zellsaft enthaltenden Epidermiszellen. In Knospenschuppen finden wir den Gerbstoff nur in den gefärbten Zellen, in den jungen Blättern fehlt er, aber später finden wir ihn in einigen Zellen der inneren Epidermis. Die jungen Knospen enthalten im

Augenblick, wo sie angelegt werden, keinen Gerbstoff, dieser tritt erst später darin auf.

Während der Stengel, die Knospe im Ruhezustand und die jungen Blättchen ganz mit Eiweiss aufgefüllt sind, sehen wir, wenn die Knospe anfängt sich zu entfalten, dass das Eiweiss nur erhalten bleibt im Meristem und den allerjüngsten Blättchen; weiter trifft man es nur noch an im Siebtheil der jungen Gefässbündel. Im Stengel findet man das Eiweiss ziemlich genau an derjenigen Stelle, wo der Zucker fehlt, also ganz wie im Vegetationspunkte der Wurzeln.

Abgesehen von dem Auftreten der Stärke, finden wir also vollkommene Uebereinstimmung mit den von Sachs und De Vries untersuchten Pflanzen. Zusammenfassend ergiebt sich, dass dort, wo Zelltheilung stattfindet, Eiweiss und viel Stärke, aber kein Zucker vorhanden ist; wo Zellstreckung stattfindet, dagegen kein Eiweiss, wenig Stärke und viel reducirender Zucker vorkommt und je mehr von diesem Letzteren, desto stärker ist das Längenwachsthum. In erwachsenen Internodien findet sich keine Stärke mehr, der reducirende Zucker verschwindet allmählich, während Saccharose auftritt.

III. Makrochemische Untersuchung.

Wie schon oben mitgetheilt wurde, schien mir eine ausführliche makrochemische Untersuchung der Kohlenhydrate des Zuckerrohrs nothwendig, um die mikrochemischen Resultate zu ergänzen und ausserdem um auf viele Fragen Antwort zu bekommen, welche sich überhaupt nur auf makrochemischem Wege lösen lassen. Hauptsächlich galt es hier die Frage, wie sich die Kohlenhydrate verhalten, welche aus den Blättern dem Stengel zuströmen in den verschiedenen Entwickelungsperioden des Zuckerrohrs, und welche Umwandlungen sie bis zur Reife erfahren.

Um eine Antwort auf diese Frage zu bekommen, wurden aus bestimmten Anpflanzungen monatlich Rohrstengel untersucht und zwar für jedes Glied die Zuckermengen bestimmt. Durch Vergleichung der correspondirenden Glieder in den verschiedenen Monaten konnte ich ein Bild davon bekommen, welche Umwandlungen die Kohlenhydrate erfahren. Dabei wurde angenommen, dass die Zuckerrohrstengel einer selben Anpflanzung, welche also unter ziemlich gleichen äusseren Umständen gewachsen, einander

genügend ähnlich sind, um eine Vergleichung möglich zu machen. Dass dies wirklich der Fall ist, wird sich bald herausstellen.

Die Untersuchungsmethode war folgende: Ein Rohrstengel wurde zerschnitten in seinen verschiedenen Gliedern; nur dort, wo diese zu klein waren, um jedes für sich untersucht zu werden (also an der Spitze und der Basis des Stengels und bei sehr jungen Stengeln), wurden einige Internodien zusammen zu den Bestimmungen benutzt.

Jedes Internodium (oder jede Gruppe von Internodien) wurde nun weiter als ein Ganzes betrachtet; wie schon früher gesagt wurde, ist der Zucker darin nicht gleichmässig vertheilt, aber es ist leider unmöglich Parenchym und Gefässbündel von einander zu trennen; wahrscheinlich würden sich noch regelmässigere Zahlen ergeben, wenn es gelingen würde den Zuckergehalt des Parenchyms zu bestimmen.

Jedes Internodium wurde zuerst gewogen und darauf in kleine Stückchen gehackt. Die zerkleinerte Masse wurde gut gemischt, hiervon 26,048 g abgewogen und in ein Digestionskölbchen von 200 ccm gebracht, worin vorher etwas Aethylalkohol (um die Zellen schnell zu tödten) und fein gepulverter kohlensaurer Kalk (um event. zur Inversion Veranlassung gebende Säuren zu neutralisiren) gegeben war. Hierauf wurde mit Wasser angefüllt und während einer Stunde im Wasserbad auf 100° C. gehalten, ferner schnell abgekühlt, mit Bleiessig versetzt und mit Wasser bis zum Theilstrich angefüllt, ausserdem noch soviel Wasser zugesetzt als ungefähr übereinstimmte mit dem Volum der Fasermasse, welche im Kolben war. Man ist nicht weit von der Wahrheit entfernt, wenn man annimmt, dass dies 10% beträgt von der benutzten Rohrmasse, also 2,6 ccm Wasser, nur im unteren Theil des Rohrstengels kann es etwas mehr sein, bis zu 5 ccm. Man braucht hierbei aber nicht peinlich genau zu verfahren, denn aus der Berechnung wird man leicht ersehen, dass 1 oder 2 ccm Wasser mehr oder weniger auf das Endresultat keinen Einfluss ausüben. Darauf wurde die Flüssigkeit filtrirt, die Saccharose durch Polarisation im Halbschattenpolarimeter von Schmidt und Haensch, der reducirende Zucker durch Titriren mit Fehling'scher Lösung bestimmt.

Ein scheinbarer Fehler, der dieser Methode anzuhaften scheint, ist der, dass während des Hackens die Rohrmasse Wasser verliert durch Verdunstung, und also die Zahlen für den Zuckergehalt zu

hoch ausfallen werden. Indessen ist dieser Fehler, wenn er vorhanden ist, dennoch äusserst gering; während des Westmonsuns, wenn die Luft eine grosse relative Feuchtigkeit besitzt, ist die Verdampfung jedenfalls sehr klein, aber auch im Ostmonsun ist sie während der kurzen Zeit des Hackens und Abwiegens von keinem erheblichen Einfluss auf die Endziffern. Ich habe, um hierüber in's Klare zu kommen, vom selben Internodium zweimal 26,048 g abgewogen, das eine Mal augenblicklich nach dem Hacken, das zweite Mal 10 oder 15 Minuten später. Bei 5maliger Wiederholung dieses Versuches erhielt ich für Saccharose und Glukose stets Ziffern, welche in beiden Fällen entweder vollkommen übereinstimmten, oder höchstens eine Differenz von 0,1% ergaben. Wenn man dabei bedenkt, dass das Hacken des Internodiums noch nicht 5 Minuten dauerte, so darf man die erhaltenen Ziffern wohl bis auf 0,1% für richtig halten.

Wie gesagt, wurde die Saccharose bestimmt durch Polarisation. Als ich meine Untersuchung anfing, war ich fest überzeugt, dass der reducirende Zucker die d-Glukose war, weil Winter solche, wie erwähnt, beim reifen Rohre gefunden hatte. Da ich zuerst reife Rohrstengel untersuchte, gab es auch anfangs nichts, was mich auf andere Gedanken bringen konnte. Ich meinte deshalb, dass es leicht sein würde die Saccharose durch Polarisation zu bestimmen, die Glukose durch Titriren und dann nachher die Correction für die Drehung der Glukose anzubringen. Später fand ich bei der Untersuchung der Stengelspitzen des jungen Zuckerrohrs Zahlen, welche nicht in Einklang zu bringen waren mit der Meinung, dass der reducirende Zucker ausschliesslich d-Glukose wäre und hierin fand ich Veranlassung Herrn Prinsen Geerligs zu bitten, die Untersuchung auszuführen, welche oben schon besprochen wurde und wobei sich herausstellte, dass im unreifen Zuckerrohr auch d-Fructose vorhanden ist. Da ich in dem Augenblick schon eine Anzahl Rohrstengel untersucht hatte, habe ich dieselbe Methode weiter befolgt, weil auch ausserdem eine Bestimmung der Saccharose mittelst Titrirung vor und nach der Inversion soviel Zeit in Anspruch genommen hätte, dass ich diese Untersuchung nicht mehr hätte abschliessen können vor meiner Abreise von Java. Wo ich also hier von Saccharose spreche, meine ich die uncorrigirten Ziffern für Polarisation, während der reducirende Zucker bestimmt wurde als d-Glukose. Es wird sich bald herausstellen, dass der hierbei begangene Fehler nur von Einfluss ist bei den

Stengelspitzen des halberwachsenen oder jungen Rohres, während er übrigens vernachlässigt werden kann.

Bei der benutzten Methode werden also Saccharose und Glukose angegeben in Procenten des Internodiumgewichtes. Dieses aber ist natürlich nicht konstant, weshalb uns diese Ziffern oft im Stiche lassen, wenn die Frage beantwortet werden soll, ob eine absolute Zu- oder Abnahme der Saccharose- oder Glukosemengen hat stattgefunden. In jungen noch wachsenden Gliedern ist dem natürlich nicht zu helfen, aber in ausgewachsenen Internodien wird wohl die Substanz der Zellhäute ziemlich unverändert bleiben; diese Fasersubstanz konnte zwar bestimmt werden, das wäre aber ziemlich langwierig gewesen. Ich behalf mich also mit einer approximativen Bestimmung, nahm nämlich für Fasersubstanz an die Trockensubstanz[1]) nach Abzug von Saccharose und Glukose. Hierbei war natürlich ein kleiner Fehler, indem auch die Trockensubstanz des Protoplasmas und der übrigen gelösten Substanzen des Zellsaftes hierin begriffen war, welche indessen nur einen sehr geringen Einfluss auf die Grösse dieser Ziffern ausüben und dabei, besonders in Betreff des Protoplasmas in ausgewachsenen Internodien wohl nicht viel dem Wechsel unterworfen sein werden.

Endlich wurde noch berechnet der Saccharose- und Glukosegehalt des gesammten Zellsaftes des Internodiums. Als Zellsaft wurde angenommen der Wassergehalt + Saccharose und Glukose. Natürlich ist auch diese Ziffer nicht ganz richtig, weil im Zellsaft noch andere gelöste Substanzen vorhanden sind; dagegen ist in dem Wasser noch begriffen das Imbibitionswasser des Protoplasmas und der Zellhaut; beide Fehler werden sich also wohl ungefähr compensiren.

Die Untersuchung junger Stengel konnte sehr leicht noch an demselben Tage geschehen, wo das Zuckerrohr geerntet war. Aber bei älteren Rohrstengeln mit vielen Internodien war dies nicht mehr möglich und darum musste in diesem Falle und auch sonst, wo der Rohrstengel nicht augenblicklich untersucht werden konnte, dieser in solcher Weise aufbewahrt werden, dass er keine Veränderungen erlitt. Hierfür wurde eine früher schon angegebene

---

1) Die Trockensubstanz wurde bestimmt an 2 g des zerhackten Internodiums, da aus einigen Vorversuchen sich herausgestellt hatte, dass diese Menge genügte, um richtige Zahlen zu erhalten.

Methode[1]) benutzt, indem die Stengel mit nassen Tüchern bedeckt wurden. Auch jetzt wieder stellte sich heraus, dass der Zuckergehalt bei dieser Behandlungsweise einen Monat lang unverändert blieb. Nur wenn ein Theil des Stengels abgeschnitten worden war, stellte sich heraus, dass bisweilen nach 3 oder 4 Wochen der Saccharosegehalt desjenigen Internodiums, welches unmittelbar an die Schnittfläche grenzte, etwas zurückgegangen war.

Die erhaltenen Zahlen sind in den Tabellen am Ende dieser Arbeit zusammengestellt. Nur einige wenige werden hier im Texte gegeben werden, um die Schlüsse, welche daraus gezogen werden müssen, ersichtlich zu machen. Da die Zahlen wenig übersichtlich sind, so habe ich dieselben graphisch dargestellt, und einige dieser Diagramme, welche sich eben beziehen auf die im Texte gegebenen Tabellen, sind auf Taf. VIII abgebildet. Dazu wurde das Gewicht der einzelnen Internodien auf einer Abscissenachse eingetragen, anfangend mit dem unteren Theile des Stengels. Die Ordinate (jedesmal in der Mitte der resp. Theile der Abscissenachse) erhielten eine Länge, welche übereinstimmte mit dem Saccharose- resp. Glukosegehalt der betreffenden Internodien. Die derart erhaltenen Punkte wurden verbunden, wo es Saccharose betraf, durch gezogene, wo es Glukose betraf, durch gestrichelte Linien, indem durch verschiedene Bedornung das Alter des Stengels angegeben wurde, und also gleich gedornte, gezogene und gestrichelte Kurven in einer Figur demselben Stengel angehören. Eine zweite Reihe von Kurven wurde erhalten, indem als Ordinate benutzt wurden die Ziffern für Saccharose und Glukose berechnet in Procenten von Trockensubstanz des Internodiums — (Saccharose + Glukose). Diese werden hier nur ganz kurz besprochen werden, da sie mehr für praktische Zwecke gezeichnet wurden.

Bei sehr jungen Zuckerrohrpflänzchen mussten mehrere Stengel zusammen untersucht werden, da sie einzeln zu klein waren. Einige Zahlen lasse ich hier folgen.

Von der Zuckerfabrik A wurden am 16. October untersucht Stengel, welche 1, 2 und 3 Monate alt waren.

1) F. A. F. C. Went en H. C. Prinsen Geerligs, Over den achteruitgang van het Saccharosegehalte van gesneden Suikerriet. Mededeclingen van het Proefstation voor Suikerriet in West-Java, No. 11, 1894, p. 14—18.

1. 24 Pflanzen, 1 Monat alt, 5—8 Internodien sichtbar; Gewicht jedes Stengels im Durchschnitt 1,19 g, Saccharose 2,6 %, Glukose 0,8 %, Trockensubstanz 18,86 %.
2. 12 Pflanzen, 2 Monate alt, 8—18 Glieder sichtbar; Gewicht eines Stengels im Durchschnitt 6,29 g, Saccharose 2,4 %, Glukose 1,1 %, Trockensubstanz 19,46 %.
3. 10 Pflanzen, 3 Monate alt, 13—19 Glieder sichtbar; Gewicht eines Stengels im Durchschnitt 6,45 g, Saccharose 4,8 %, Glukose 1,4 %, Trockensubstanz 24,60 %.

Von der Zuckerfabrik C wurden am 27. October untersucht zwei Pflanzen im Alter von 2 Monaten, im Gesammtgewicht von 14,2 g, Saccharose 1,1 %, Glukose 0,2 %, Trockensubstanz 19,22 %.

Man sieht also, dass schon sehr früh während der Entwickelung des Rohres Saccharose auftritt und zweitens, dass der Trockensubstanzgehalt solcher jungen Pflanzen sehr hoch ist; selbst wenn man davon subtrahirt Saccharose und Glukose, erhält man noch die Zahlen 15,5, 16,0, 18,4 und 17,9, welche sehr hoch sind, aber später an den unteren Theilen der Stengel stets wiederkehren. Die Basaltheile des Stengels haben also von Anfang an einen niedrigen Saftgehalt, obwohl derselbe durch Wasserverlust noch etwas herabgeht. Ursache davon ist, dass das Parenchym hier im Verhältniss zu den Fibrovasalsträngen sehr zurücktritt.

Aus jungen Zuckerrohranpflanzungen wurden zu gleicher Zeit verschiedene Stengel geschnitten und diese mit einander verglichen; dabei stellten sich ziemlich grosse Unterschiede zwischen den einzelnen Stengeln heraus (vergl. die Tabellen auf S. 325—328). Je älter die Stengel aber werden, desto geringer werden diese Verschiedenheiten. Dasselbe ist der Fall, wenn man Primär- und Secundärstengel miteinander vergleicht, auch hier gleichen sich die Verschiedenheiten allmählich aus, derart, dass z. B. der Primär- und der Secundärstengel der Tabellen auf S. 337—339 einander ganz gleich geworden sind, als das Rohr 6 Monate alt war, während beim 5 Monate alten Rohr noch Unterschiede sichtbar waren. Ich werde hier nicht näher auf diese Fragen eingehen, verweise dafür nur auf die Tabellen am Schlusse dieser Arbeit.

Wie ich schon oben mittheilte, wurde von verschiedenen Zuckerrohrfeldern monatlich ein Stengel untersucht. Es waren im Ganzen acht Anpflanzungen von drei verschiedenen Zuckerfabriken,

welche zwar alle in der „Residentie“ Tegal lagen, aber wo dennoch die Witterungs- und Bodenverhältnisse nicht vollkommen gleich waren. Die erhaltenen Zahlen sind in Tabellen zusammengestellt, wo die verschiedenen Spalten folgende Bedeutung haben:

I	Nummer des Internodiums (1 das älteste Glied)
II	Länge „ „ in Centimetern
III	Gewicht „ „ „ Gramm
IV	Proc. Saccharose des Internodiums
V	Proc. Glukose „ „
VI	Trockensubstanz — (Saccharose + Glukose) alles in Proc. des Internodiumgewichtes
VII	Saccharose in Proc. der Zahl von Spalte VI
VIII	Glukose „ „ „ „ „ „ VI
IX	Proc. Saccharose im Safte
X	Proc. Glukose im Safte.

Als Beispiel wähle ich zuerst von der Fabrik A die Anpflanzung 1. Die Stecklinge wurden Mitte Juli ausgepflanzt. Zuerst wurde ein Stengel untersucht, der 4 Monate alt war. Internodium 1—10 befanden sich im Boden, und dort waren in Folge dessen die Wurzelanlagen entwickelt (ich werde der Kürze wegen hierfür den Ausdruck Wurzelende des Stengels gebrauchen), 19—27 war die noch farblose junge Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—10	7,5	18,0	5,0	0,5	20,6	24,3	2,4	6,4	0,6
11—14	7,5	36,0	5,8	1,9	13.2	44,0	14,4	6,7	2,2
15—16	10,0	57,0	4,2	2,9	11,9	35,3	24,4	4,8	3,3
17—18	8,0	53,5	2,1	2,9	11,8	17,8	24,5	2,4	3,3
19—20	12,5	65,0	0,6	2,9	11,1	5,4	26,1	0,7	3,2
21—27	15,5	38,0	0,0	2,3	8,1	0,0	28,4	0,0	2.5
Summe	61,0	267,5	2,40	2,40	—	—	—	—	—

Spalte IV und V sind in Fig. 1, VII und VIII in Fig. 2, Taf. VIII (Pflanze I) graphisch dargestellt. Aus Spalte IV oder der Fig. 1 ersieht man leicht, dass der Saccharosegehalt am höchsten ist in den Internodien gerade an der Oberfläche des Bodens und weiter nach der Spitze zu regelmässig sinkt, sodass die Curve fast zur graden Linie wird. Nur an der ungefärbten Spitze finden wir eine unmögliche Zahl für Polarisation, nämlich 0,0 bei einem Glukosegehalt von 2,3. Eben hier aus dieser Zahl ersah ich zuerst, wie

oben schon bemerkt, dass der reducirende Zucker nicht ausschliesslich d-Glukose sein konnte, da man in dem Fall doch eine Rechtsdrehung hätte konstatiren müssen; in einem anderen Falle werden wir selbst eine Linksdrehung beobachten von 0,3 bei einem Glukosegehalt von 3,3. Beides erklärt sich natürlich leicht aus dem Vorhandensein von d-Fructose. Was übrigens die Glukose hier anbetrifft, sehen wir, dass im Wurzelende die kleinste Menge vorhanden, dass nach oben die Quantität steigt, um in der Nähe der Spitze wieder zu sinken; das stimmt also vollkommen mit der mikrochemischen Untersuchung. In Spalte VI sieht man ganz unten die Zahl 20,6 — im Einklang mit der Erfahrung bei jungen Rohrpflanzen — weiter wird sie ungefähr 10, nur an der Spitze sinkt sie unter 10.

Ein zweiter Stengel aus dieser Anpflanzung war 5 Monate alt. Internodium 1—19 war Wurzelende (wovon 16—19 eben mit Erde umgeben waren), 29—37 die farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—13	9,0	31,0	4,5	0,34	22,3	20,2	1,5	5,8	0,4
14, 15	3,5	21,5	6,2	0,8	16,8	37,0	4,8	7,4	1,0
16, 17	4,0	30,5	7,0	1,1	14,2	49,4	7,7	8,1	1,3
18	3,5	27,0	7,3	1,7	(13,4)	(54,5)	(12,7)	(8,4)	(2,0)
19	4,5	36,0	7,0	1,7	12,6	55,5	13,5	8,0	1,9
20	5,0	40,5	6,5	1,9	11,8	55,1	16,1	7,4	2,1
21	5,5	45,0	6,2	2,0	11,9	52,1	16,9	7,0	2,3
22	6,5	53,0	5,6	2,3	12,0	46,7	19,2	6,4	2,6
23	7,0	58,0	5,3	2,6	10,7	49,5	24,3	6,0	2,9
24	9,0	74,5	4,6	2,8	9,7	47,4	29,0	5,1	3.1
25	10,0	87,5	4,0	3,2	8,5	47,0	37,7	4,4	3,5
26	11,0	91,5	2,6	3,2	8,9	29,1	36,0	3,0	3,5
27	12,0	95,5	1,6	3,2	8,8	18,2	36,4	1,7	3,5
28	11,5	86,5	0,5	3,3	8,6	5,8	38,4	0,6	3,6
29	11,5	72,5	— 0,2	3,1	8,1	0,0	38,2	0,0	3,3
30	10,5	47,0	— 0,2	2,5	8,0	0,0	32,5	0,0	2,7
31—37	13,5	36,0	0,1	1,6	8,2	1,2	19,5	0,1	1,7
Summe	137,5	933,5	3,44	2,24	—	—	—	—	—

Man vergleiche hiermit wieder für Spalte IV und V die Fig. 1, für Spalte VII u. VIII die Fig. 2, Taf. VIII (Pflanze II). Auch hier findet man den höchsten Saccharosegehalt nicht im allerältesten Theile des Stengels, sondern etwas höher in den Internodien, welche eben mit Erde bedeckt waren. Die Saccharosekurve steigt also hier erst sehr rasch und senkt sich dann allmählich, wobei die Senkung weniger steil ist wie beim Stengel von 4 Monaten. Die zwei unteren Glieder der farblosen Spitze zeigen eine Linksdrehung von 0,2,

wiewohl dort ansehnliche Mengen Glukose vorkommen; das zeigt deutlich, wie viel Fructose hier vorhanden sein muss. Ich habe diese Linksdrehung in der Figur und bei den weiteren Zahlen (auch in den übrigen Tabellen) vernachlässigt und einfach durch 0 ersetzt. Dass ich in der obersten Spitze wieder eine Rechtsdrehung 0,1 gefunden, ist nicht Folge einer grösseren Saccharosemenge, sondern der geringeren Quantität Glukose (1,6 gegenüber 2,5 und 3,1), wohl auch des geringeren Vorkommens von Fructose.

Glukose findet sich im ältesten Theile des Stengels sehr wenig (0,34), darauf steigt die Curve zuerst sehr schnell, dann langsam. Das Maximum der Glukosemenge findet sich in den Internodien, welche das stärkste Längenwachsthum zeigen oder welche eben ihre volle Länge erreicht haben. Mehr nach der Spitze hin wird der Glukosegehalt wieder kleiner.

Aus Spalte VI sieht man, dass verschiedene der älteren Glieder Wasser verloren hatten (Zahlen zwischen Klammern sind nicht experimentell bestimmt, sondern durch Interpolirung erhalten); die eben erwachsenen oder noch wachsenden Internodien haben Zahlen zwischen 8 und 9, sind also sehr wasserreich.

Ein dritter Stengel war 6 Monate alt; Glied 1—18 war das Wurzelende des Stengels, 35—42 die farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—14	9,0	33,0	5,1	0,4	22,5	22,7	1,8	6,6	0,5
15—17	6,0	39,0	8,4	0,4	16,6	50,6	2,4	10,1	0,5
18	4,5	32,0	10,5	0,8	13,4	78,4	6,0	12,1	0,9
19	6,0	47,0	10,6	0,9	12,3	86,2	7,4	12,1	1,0
20	5,5	42,0	10,3	1,0	12,1	85,1	8,2	11,7	1,1
21	5,5	45,0	10,2	1,2	12,9	79,1	9,3	11,7	1,4
22	5,5	49,5	9,7	1,5	12,5	77,6	12,0	11,1	1,7
23	6,0	55,5	9,2	1,7	11,4	80,7	14,9	10,4	1,9
24	7,0	63,0	8,7	2,0	10,6	82,1	18,9	9,7	2,2
25	8,5	77,0	8,1	2,2	10,6	76,4	20,7	9,1	2,5
26	10,0	83,0	7,5	2,5	9,9	78,8	26,3	8.3	2,7
27	10,5	87,0	7,1	2,6	10,3	68,9	25,2	7,9	2,9
28	11,0	87,5	6,2	2,9	10,0	62,0	29,0	6,9	3,2
29	10,5	85,0	5,6	3,2	9,7	57,7	33,0	6,2	3,5
30	10,0	75,0	4,6	3,3	10,1	45,5	32,7	5,1	3,7
31	10,0	75,0	3,7	3,3	10,1	36,6	32,7	4,1	3,7
32	11,5	79,0	2,4	3,4	9,2	26,0	37,0	2,6	3,7
33	13,5	87,0	1,2	3,7	8,7	13,8	42,5	1,3	4,0
34	13,5	81,5	0,2	3 7	9,2	2,2	41,3	0,2	4,1
35	14,0	69,0	— 0,3	3,3	8,1	0,0	40,7	0,0	3,6
36	13,5	51,5	— 0,1	2,6	7,9	0,0	32,9	0,0	2,8
37—42	17,0	39,5	0,0	1,7	9,0	0,0	18,9	0,0	2,0
Summe	208,5	1383,0	5,48	2,48	—	—	—	—	—

Man vergleiche hiermit für Spalte IV und V Fig. 1 und für Spalte VII u. VIII Fig. 2, Taf. VIII (Pflanze III). Das Wurzelende ist hier ebenfalls saccharosearm, der Maximumzuckergehalt befindet sich gerade in denjenigen Internodien, welche an der Oberfläche des Bodens liegen. Die Saccharose- und Glukosekurven haben fast denselben Verlauf wie beim Rohre von 5 Monaten; auch jetzt findet man wieder eine Linksdrehung in Glied 35 und 36 (von 0,3 und 0,1), und der Maximumglukosegehalt liegt ziemlich weit entfernt von der Spitze in den am schnellsten wachsenden Internodien. Im Zusammenhang hiermit steht wohl auch, dass das Wachsthum während des letzten Monats sehr energisch gewesen ist, wie sich aus der Spalte II und der Fig. 1, Taf. VIII leicht ergiebt.

Ein vierter Stengel war 7 Monate alt. Internodium 1—22 war Wurzelende, 42—50 farblose Spitze. Internodium 36 war von der Raupe von *Diatraea striatalis* angefressen.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—15	10,5	33,0	4,4	0,28	26,6	16,5	1,0	6,0	0,4
16—18	8,0	39,0	11,4	0,23	17,5	65,1	1,3	13,8	0,3
19—20	7,5	50,0	12,9	0,20	14,2	90,8	1,4	15,0	0,2
21	5,0	34,5	13,6	0,27	13,7	99,3	2,0	15,8	0,3
22	5,0	35,0	13,6	0,32	13,9	97,8	2,3	15,8	0,4
23	5,5	38,5	13,7	0,40	14,8	92,6	2,7	16,1	0,5
24	5,0	38,5	13,8	0,45	13,2	104,5	3,2	15,9	0,5
25	6,0	46,0	13,9	0,6	13,4	103,7	4,5	16,0	0,7
26	7,0	57,0	14,0	0,8	12,2	114,7	6,5	15,9	0,9
27	9,0	69,5	14,0	1,0	11,8	118,6	8,5	15,9	1,1
28	10,5	85,5	13,6	1,3	11,5	118,3	11,3	15,4	1,5
29	12,0	95,5	13,5	1,4	11,0	122,7	12,7	15,2	1,6
30	12,0	95,0	13,3	1,5	10,3	129,1	14,6	14,8	1,7
31	11,0	83,0	13,1	1,5	11,6	112,9	12,9	14,8	1,7
32	10,0	76,0	13,0	1,5	11,7	111,1	12,8	14,7	1,7
33	9,0	71,5	12,5	1,5	11,6	107,7	12,9	14,0	1,7
34	9,5	74,5	11,9	1,6	10,8	110,2	14,8	13,3	1,8
35	11,0	85,5	11,6	1,8	11,2	103,6	16,1	13,1	2,0
36	12,5	92,0	10,1	1,9	12,7	79,5	15,0	11,6	2,2
37	13,0	90,0	10,4	1,9	10,8	96,3	17,6	11,6	2,1
38	12,0	84,5	8,2	1,9	11,8	69,5	16,1	9,3	2,2
39	11,0	75,0	5,1	2,2	12,7	40,2	17,3	5,8	2,5
40	10,5	66,5	3,9	2,4	11,8	33,0	20,3	4,4	2,7
41	10,5	60,0	2,7	2,6	10,4	25,9	25,0	3,0	2,9
42	9,5	47,5	1,1	2,8	10,7	10,3	26,2	1,2	3,1
43—50	18,0	47,0	0,9	2,1	11,2	8,0	18,7	1,0	2,3
Summe	250,5	1670,0	10,58	1,42	—	—	—	—	—

Man vergleiche wieder die Kurven der Taf. VIII (Pflanze IV), Fig. 1 für Spalte IV u. V und Fig. 2 für Spalte VII u. VIII.

Auch jetzt ist das Wurzelende zuckerarm; hier steigt die Saccharosekurve sehr steil bis zum Internodium in der Nähe der Bodenoberfläche, dann aber geht die Steigung nur sehr langsam weiter, bis im 26. und 27. Glied das Maximum erreicht ist, darauf senkt sich die Kurve zuerst langsam und darauf sehr rasch. An der Spitze ist keine Drehung links oder 0 mehr, es ist also mehr Saccharose und (oder) weniger Fructose dort vorhanden. Internodium 36 zeigt eine Unregelmässigkeit; anstatt 11 % Saccharose, was man erwartet hätte, wurde nur 10,1 % gefunden, offenbar eine Folge des Raupenfrasses.

Bei der Glukosekurve sieht man, dass das Maximum höher nach der Stengelspitze gerückt ist, und dass dieses Maximum niedriger ist wie in den vorigen Fällen.

Bemerkt muss noch werden, dass das Rohr während dieses letzten Monats weniger gewachsen war wie die vorigen Male.

Betrachten wir jetzt die Kurven der Spalten VII und VIII auf Fig. 2, Taf. VIII noch einmal zusammen. Die Saccharosekurven sind hier weniger regelmässig wie in Fig. 1, Taf. VIII; indessen kehren dieselben Unregelmässigkeiten in den verschiedenen Kurven zurück. Das giebt Veranlassung zum Gedanken, dass diese Unregelmässigkeiten eine Folge sind von äusseren Umständen, welche auf der ganzen Anpflanzung ihren Einfluss ausgeübt haben. Man beachte dabei, dass der Einfluss des Raupenfrasses sich hier viel stärker fühlbar macht.

Die Glukosekurven der Fig. 2 sind weniger verschieden von denen der Fig. 1, Taf. VIII. Nur sieht man aus der Vergleichung dieser Kurven sehr deutlich, dass die Glukosemenge eines Internodiums, nachdem es seine volle Länge erreicht hat, fortwährend kleiner wird, während die Saccharose steigt. Von der letztgenannten Regel findet sich nur eine Ausnahme, nämlich beim Wurzelende des Stengels. Wie man sieht, bedecken sich die Anfänge der Saccharoselinien der Fig. 2, Taf. VIII fast ganz, die Saccharosemenge ist in diesen unteren Internodien also fast unverändert geblieben, während der Saccharosegehalt der Internodien dort noch etwas gestiegen ist (vergl. Fig. 1, Taf. VIII), offenbar eine Folge von Wasserverlust.

Als zweites Beispiel mag hier noch kurz erörtert werden Anpflanzung No. 2 derselben Zuckerfabrik A. Die Stecklinge wurden Ende Mai ausgepflanzt, es wurden Stengel untersucht im Alter von 6, 7, 8 und 9 Monaten. Die Zahlen der Spalten IV und V sind in Fig. 3, diejenigen von VII und VIII in Fig. 4, Taf. VIII graphisch dargestellt.

Ein Stengel, 6 Monate alt. Internodium 1—11 Wurzelende, 22—30 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—10	8,0	24,5	6,7	0,26	25,5	26,3	1,0	9,4	0,4
11—15	9,0	36,0	9,7	0,4	16,0	60,6	2,5	11,6	0,5
16—18	10,0	39,5	9,0	1,0	13,0	69,2	7,7	10,4	1,2
19—20	8,5	39,5	6,9	1,9	12,8	53,9	14,8	7,9	2,2
21—30	13,5	39,0	2,5	2,3	12,3	20,3	18 7	2,8	2,6
Summe	49,0	174,5	6,94	1,25	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 7 Monate alt. Internodium 1—16 Wurzelende, 34—40 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—10	9,0	22,5	5,9	0,14	30,7	19,1	0,4	8,5	0,2
12—16	8,0	35,0	8,8	0,16	22,0	44,0	0,7	11,3	0,2
17, 18	5,5	30,0	12,1	0,21	17,7	68,3	1,2	14,7	0,2
19, 20	6,0	41,0	13,3	0,24	15,0	88,9	1,6	15,7	0,3
21, 22	6,5	33,0	12,6	0,25	14,4	87,5	1,7	14,7	0,3
23, 24	8,0	53,5	12,0	0,35	13,8	87,0	2,5	13,9	0,4
25, 26	6,0	41,0	10,0	0,7	13,3	75,2	5,3	11,5	0,8
27, 28	7,0	48,0	8,2	1,1	13,1	62,6	8,4	9,4	1,3
29, 30	6,5	45,5	6,1	1,5	13,0	47,0	11,5	7,0	1,7
31, 32	7,5	53,0	3,2	2,2	10,6	30,2	20,7	3,6	2,4
33	5,5	33,0	1,5	2,6	11,0	13,6	23,6	1,7	3,0
34—40	13,0	40,0	0,8	2,0	10.9	7,3	18,3	0,9	2,2
Summe	88,5	475,5	7,86	1,02	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 8 Monate alt. Internodium 1—18 Wurzelende, 34—41 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—13	10,0	31,0	6,8	0,21	23,6	28,8	0,9	8,9	0,3
14—16	8,5	41,0	11,7	0,4	16,6	70,5	2,4	14,0	0,5
17	5,5	29,5	11,8	0,6	15,3	77,1	3,9	14,4	0,7
18	6,5	38,5	11,6	0,7	14,6	79,4	4,8	13,6	0,9
19	6,0	36,5	11,2	0,8	14,6	76,7	5,5	13,0	1,0
20	5,5	36,0	11,2	0,9	14,0	80,0	6,4	13,0	1,0
21, 22	7,5	51,0	11,1	0,9	13,2	84,1	6,8	12,8	1,0
Summe	49,5	263,5	—	—	—	—	—	—	—

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Uebertrag	49,5	263,5	—	—	—	—	—	—	—
23	7,0	48,0	10,8	1,4	12,5	86,4	11,2	12,4	1,6
24	8,0	58,0	10,8	1.5	12,1	89,3	12,4	12,3	1,7
25	8,0	57,0	10,7	1,6	11,6	92,2	13,8	12,1	1,8
26	10,0	70,0	10,6	1,9	10,7	99,1	17,7	11,9	2,1
27	11,5	80,0	9,8	2,0	(11,0)	(89,1)	(18,2)	(11,0)	(2,2)
28	10,5	77,0	9,2	2,1	11,2	83,0	18,7	10,4	2,4
29	11,0	72,5	7,9	2,2	11,8	67,0	18,7	9,0	2,4
30	11,0	72,5	6,9	2,3	10,6	65,1	21,7	7,7	2,5
31	12,0	74,5	5,5	2,4	11,1	49,5	21,6	6,2	2,7
32	12,0	71,5	3,8	2,6	10,6	35,8	24,5	4,3	2,9
33	10,5	59,0	2,3	2,6	9,9	23,2	26,4	2,6	2,9
34	10,0	42,0	1,3	2,5	10,2	12,7	24,5	1,5	2,8
35—41	17,5	40,0	0,8	1,8	9,7	8,2	18.6	0,9	2,0
Summe	188,5	1085,5	8,17	1,75	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 9 Monate alt. Internodium 1—20 Wurzelende, 39—47 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—13	12,0	50,0	9,0	0,21	19,2	46,8	1,1	11,1	0,3
14, 15	9,5	49,0	12,6	0,20	16,9	74,5	1,2	15,2	0,2
16	7,0	35,0	13,0	0,32	16,6	78,3	1,9	15,6	0,4
17	7,5	40,0	13,1	0,4	16,9	77,5	3,0	15,8	0,5
18	7.0	37,0	13.5	0,5	14,1	95 7	3,5	15,6	0,6
19	7,5	45,5	13,5	0,6	13,4	100,7	4,5	15,6	0,7
20	6,5	42,0	13,5	0,6	13,8	97,8	4,3	15,6	0,7
21, 22	9,5	59,0	13.5	0,5	14,0	97,4	3,6	15,6	0,6
23	7,5	52,5	13,5	0.8	12,3	109,0	6,5	15,4	0,9
24	9,0	66,5	13,5	1,1	11,7	115,4	9,4	15,3	1,2
25	10,0	76,0	13,5	1,2	10,6	127,3	11,3	15,1	1,3
26	10,0	76,5	13,5	1,2	10,7	126,2	11,2	15,1	1,3
27	11,5	86,5	13,7	1,2	10.5	130,5	11,4	15,3	1,3
28	11,0	83,0	13,4	1,3	10,1	132,7	12,9	14,9	1,4
29	12,0	88,0	13,0	1,4	10,3	126,2	13,6	14,5	1,6
30	10,5	78,5	12,4	1,5	10,6	117,0	14,1	13,9	1,7
31	11,0	75,5	11,9	1,5	12,2	97,5	12,3	13,5	1,7
32	12,0	77,0	11,3	1,5	11,9	95,0	12,6	12,8	1,7
33	11,5	71,0	11,4	1,7	10,9	104,6	15,6	12,8	1,9
34	9,5	61,0	9,8	1,8	11,8	83,0	15,3	11,1	2,0
35	9,5	56,5	8,9	1,9	12,2	72,8	15,6	10,1	2,2
36	11,0	64,0	7,0	2,1	11,8	59,3	17,8	7,9	2,4
37	11,0	63,0	5,0	2,4	10,9	45,9	22,0	5,6	2,7
38	11,0	57,5	3,4	2,4	10,1	33,7	23,8	3,8	2,7
39	10,0	43,5	1,9	2,2	10,3	18,4	21,4	2,1	2,4
40—47	18,0	42,0	0,8	1,9	9,8	8,2	19,4	0,9	2,1
Summe	262,5	1576,0	11,01	1,31	—	—	—	—	—

23. Mai			
I	III	IV	V
Uebertr.	1787,0	—	—
25	27,0	9,9	1,1
26	24,5	8,3	1,1
27	21,5	7,5	1,4
28—30	57,0	4,5	2,1
31—36	30,5	2,0	1,3
Summe	1947,5	13,39	0,70

30. Juni			
I	III	IV	V
Uebertr.	1744,5	—	—
25	58,0	16,7	0,21
26	53,5	—	—
27	47,5	16,1	0,4
28	41,5	15,6	0,19
29, 30	63,5	14,5	0,17
31, 32	48,0	13,5	0,32
33, 34	38,5	12,5	0,34
35, 36	34,0	10,7	0,5
37, 38	33,0	10,2	0,6
39, 40	34,5	8,0	1,0
41—46	39,5	5,0	1,1
Summe	2236,0	13,51	0,44

6. Juli			
I	III	IV	V
Uebertr.	1973,5	—	—
25, 26	64,0	15,7	0,29
27, 28	44,0	13,5	0,27
29, 30	37,5	13,0	0,29
31—33	43,5	11,6	0,4
34—36	37,0	9,9	0,6
37—45	43,5	5,7	0,8
Summe	2243,0	15,31	0,38

Die Zahlen sind zu Kurven zusammengestellt in Fig. 5, Taf. VIII. Ueber die einzelnen Stengel sind noch folgende Bemerkungen zu machen:

Stengel vom 23. Mai: Internodium 29—36 farblose Spitze, Glied 3 zeigte Löcher von Raupenfrass herrührend.

Stengel vom 30. Juni: Internodium 41—46 farblose Spitze. Die Stengelspitze war abgestorben durch Raupenfrass, das konnte aber noch nicht lange vorher geschehen sein, weil die Knospen in der Nähe nicht ausgeschlagen waren. Nur waren an Glied 34—37 einige Wurzelanlagen gekeimt.

Stengel vom 6. Juli: Internodium 1 und 2 befanden sich im Boden, 37—45 farblose Stengelspitze, 6 mit kleinem Riss, an 26—33 hatten die Knospen sich entfaltet, an 27—34 und an 36 waren einige Wurzelanlagen zu Wurzeln entwickelt.

Aus den Saccharosekurven ersieht man leicht, dass beim reifenden Rohr der Maximumsaccharosegehalt sich immer mehr der Stengelspitze nähert, dass die Kurve bis hierhin langsam steigt — nur der Anfang beim Wurzelende ist etwas steiler —, darauf aber sehr steil niedergeht. Die Kurven sind übrigens nicht so regelmässig wie bei jüngeren Stengeln, das mag theilweise der Serehkrankheit zugeschrieben werden, theilweise sieht man hier den Einfluss von Raupenfrass, Rissen u. s. w. (z. B. bei Glied 3 vom 23. Mai, Pflanze II der Figur), aber jedenfalls ist es auch natürlich, dass, je länger verschiedene äussere Umstände auf die Stengel eingewirkt, desto mehr Unregelmässigkeiten sich werden zeigen müssen.

Aus den Glukoselinien ergiebt sich, dass der Glukosegehalt immer mehr zurückgeht, das Maximum wird niedriger, endlich weniger wie 1 % und es nähert sich mehr und mehr der Stengelspitze. Das Minimum findet man so ziemlich in denselben Internodien, wo die Maximalmenge Saccharose gefunden wird. Daher ist die Glukosekurve beim reifen Zuckerrohr nicht ganz horizontal, sie senkt sich etwas bis nahe bei der Spitze und steigt dann wieder. Ganz schwindet die Glukose nie, wenn ihre Menge auch äusserst gering wird (der niedrigste Procentsatz, der gefunden wurde, war 0,16). Ich erinnere hier nochmals daran, dass im reifen Zuckerrohr die Fructose ganz verschwunden ist, und nur d-Glukose übrig geblieben ist.

Weiter wurde untersucht, was geschieht, wenn man reifes Zuckerrohr auf dem Felde stehen lässt. Es wurden hierfür wieder verschiedene Stengel analysirt, die Zahlen will ich hier nicht angeben, sie sind am Schlusse der Arbeit tabellarisch zusammengestellt. Nur das Resultat möchte ich hier kurz hervorheben (am besten sieht man das auch wieder, wenn man sich Diagramme herstellt aus den Zahlen). Während an der Stengelspitze der Saccharosegehalt noch steigen kann und der Glukosegehalt sinken, werden übrigens die beiden Kurven sehr unregelmässig, und zwar sieht man in vielen Internodien die Saccharose stark abgenommen und die Glukose entsprechend vermehrt (oft bis zu 3, 4 und 5 %). Das erklärt sich leicht aus einem Absterben dieser Internodien, wobei, wie schon früher erkannt wurde, die Saccharose invertirt wird. Bemerkt mag hier werden, dass die Kurven also für praktische Zwecke von Wichtigkeit sein können, indem man damit den Reifegrad der Zuckerrohrfelder bestimmen kann.

Es wäre möglich, wenn auch nicht sehr wahrscheinlich gewesen, dass die allgemeine Form der Kurven nicht etwas dem Zuckerrohr inhaerentes, sondern nur eine Folge der bestimmten klimatologischen Verhältnisse gewesen wäre, worunter die Pflanze auf Java gezogen wird. Zwar hatte sich gezeigt, worauf oben schon hingewiesen wurde, dass die Kurven unter verschiedenen äusseren Umständen kleine Unterschiede zeigen, während doch der allgemeine Verlauf unverändert blieb, indessen schien es mir dennoch wichtig, diesen Punkt gesondert zu untersuchen.

Dazu wurde erstens ein Stengel aus einer Stecklingsanpflanzung im Gebirge untersucht am 9. August, als er 6 Monate alt war.

Dieser hatte seine Entwickelung besonders im Anfang bei sehr nassem Wetter durchgemacht, also gerade umgekehrt, wie das gewöhnliche Zuckerrohr auf Java. Bei diesem Stengel war Internodium 1—11 das Wurzelende, 24—28 die farblose Spitze. Ich lasse hier die erhaltenen Zahlen folgen:

I	III	IV	V
1—9	66,0	7,7	0,5
10, 11	81,5	9,7	0,9
12	56,5	9,8	1,1
13	57,5	9,9	1,3
14	66,5	9,5	1,5
15	68,0	8,7	1,9
16	73,0	8,0	2,2
17	65,0	7,5	2,4
18	61,5	—	—
19	61,5	5,9	2,7
20	57,0	5,0	3,2
21	53,5	2,8	3,7
22	50,5	1,6	3,7
23	48,0	1,4	3.5
24—28	79,5	0,35	2,6
Summe	945,5	6,43	2,15

Wie man sieht, verhielt sich dieser Stengel ganz gleich denen, welche unter gewöhnlichen Verhältnissen gewachsen waren.

Zweitens wurde noch ein anderer Versuch gemacht. Oft laufen die unteren Knospen des Rohres noch nachträglich aus und zwar zu verschiedenen Zeiten. In dieser Weise kann sich der Fall ereignen, dass bei der Reife auch noch einige jüngere Stengel vorhanden sind und zwar von verschiedenem Alter. Letztere werden natürlich unter ganz anderen Witterungsverhältnissen gewachsen sein wie die Hauptstengel (man vgl. die Angaben der Regenmengen auf S. 2 und 3). Eine der letzten Tabellen am Schluss dieser Arbeit giebt die Analysen von fünf Stengeln aus einem selben Steckling hervorgekommen; zwei derselben (No. 1 und 2) sind schon überreif, die drei anderen befinden sich in verschiedenen Stadien der Reife. Wie man sieht, ist der allgemeine Lauf der Saccharose- und Glukosekurven vollkommen ähnlich jenen von Rohr in verschiedenen Monaten aus derselben Anpflanzung untersucht, so dass man in dieser Weise in kürzester Zeit eine Uebersicht bekommen kann von den Umwandlungen der Kohlenhydrate beim Zuckerrohr.

Schon verschiedentlich wurde darauf hingewiesen, dass der Maximum-Saccharosegehalt während eines grossen Theils der Entwickelungsperiode des Zuckerrohrs in den Internodien an der Oberfläche des Bodens liegt, dass also das Wurzelende stets zuckerarm ist; wenn Erde um den Stengel angehäuft wird und daher weitere Wurzelanlagen sich zu Wurzeln entwickeln, werden auch die Internodien, woran diese sich befinden, ärmer an Zucker. Wenn man diese Thatsachen in Zusammenhang bringt mit den mikrochemischen Befunden, dass nämlich bei der Wurzelbildung reducirender Zucker verbraucht wird, der nur durch Inversion von Saccharose gebildet sein kann, so wird die Ursache des geringen Saccharosegehaltes des ältesten Stengeltheiles wohl in der Wurzelentwickelung an dieser Stelle gelegen sein. Ich wollte das aber noch experimentell prüfen; wenn zwar aus Mangel an Zeit nur einige kurze Versuche gemacht wurden, so haben diese doch schon einige Resultate geliefert, weshalb ich sie hier kurz mittheilen will. Es wurden an 3 Rohrstengeln je 2 Knoten mit dem dazwischenliegenden Internodium mit Erde umhüllt und diese Erde im feuchten Zustande gehalten. Es wurde also eine Art Marcotte (auf Malayisch „Tjangkok") gemacht. Das geschah am 30. December; am 30. Januar wurde einer dieser Stengel (A) in gewohnter Weise untersucht, am 1. März die beiden anderen (B und C). Da es nicht nothwendig war die ganzen Saccharose- und Glukosekurven zu erhalten, wurden die Stengel an der Erdoberfläche abgeschnitten und auch die Spitze nicht weiter analysirt. Internodium 1 lag also schon über dem Boden.

Stengel A, mit Erde umgeben von der Hälfte von Glied 5 bis zur Hälfte von 7; an 6 und 7 hatten sich einige Wurzeln entwickelt.

I	II	III	IV	V	VI
1	8,5	100,0	8,1	1,6	10,3
2	11,0	131,5	7,6	1,9	7,9
3	12,0	143,0	7,0	1,9	8,3
4	12,5	136,0	6,6	2,0	7,4
5	13,5	134,0	6,2	2,1	8,5
6	14,0	140,0	5,5	2,5	7,3
7	13,0	115,0	5,5	2,2	8,3
8	11,5	89,0	5,6	2,1	8,0
9	11,5	87,0	5,0	2,3	8,2
10	8,5	63,5	4,6	2,4	8,1

Stengel B, mit Erde umgeben von der Hälfte von Internodium 5 bis 8; an 6 und 7 hatten sich Wurzeln entwickelt.

I	II	III	IV	V	VI
1	8,5	80,0	8,9	1,1	11,9
2	10,0	94,0	9,1	1,1	11,5
3	9,5	83,0	9,3	1,1	11,1
4	10,0	86,0	9,6	1,3	11,5
5	10,5	88,0	9,8	1,4	10,4
6	10,5	85,0	9,6	1,6	9,7
7	8,5	66,5	9,8	1,4	11,0
8	7,5	58,5	10,5	1,3	10,9
9	7,5	58,0	10,8	1,2	10,3
10	8,5	66,0	11,2	1,4	10,1
11	9,5	69,0	10,8	1,4	9,7
12	10,0	68,5	10,6	1,5	10,3
13	9,0	59,5	10,0	1,6	10,3

Stengel C, umhüllt mit Erde von der Hälfte des Internodiums 4 bis zur Hälfte von 7; an 5 und 6 hatten sich Wurzeln entwickelt.

I	II	III	IV	V	VI
3	11,5	115,5	9,7	1,5	11,1
4	11,5	111,5	10,3	1,5	10,2
5	10,5	103,5	10,5	1,5	9,8
6	10,0	96,0	11,2	1,3	10,8
7	9,5	87,0	11,9	1,2	10,8
8	9,0	84,5	12,0	1,1	11,1
9	10,0	91,0	12,0	1,2	10,4
10	10,5	92,5	12,0	1,3	11,0

Aus den Spalten IV und V und noch besser aus den Kurven der Figur 6 (wo Pflanze I = Stengel A, II = B, IV = C) ergiebt sich sehr deutlich, dass die drei Saccharoselinien an den Stellen, wo sich Wurzeln entwickelt haben, eine Einsenkung zeigen, während die Glukoselinien eine entsprechende Erhebung besitzen. Aus Spalte VI scheint hervorzugehen, dass ebenfalls der Wassergehalt derjenigen Internodien, welche mit Erde umhüllt gewesen, etwas grösser ist.

Es wird also, dort wo Wurzelbildung stattfindet, Saccharose invertirt. Zwar ist die Menge der verschwundenen Saccharose hier noch gering, während diese am Wurzelende sehr erheblich sein kann, aber das wird wohl verursacht durch die geringe Wurzelbildung in unseren Versuchen, wo die Erdmenge gering war. Dies hatte vermuthlich zur Folge, dass auch die Glukose nicht genügend weggeführt ward, weil sie zum Wurzelwachsthum benutzt wird, während im Wurzelende diese grössere Glukosemenge nicht aufgefunden wird.

IV. Allgemeine Resultate und Schlussbetrachtungen.

Wenn wir noch einmal zusammenfassen, was sich aus den vorliegenden Untersuchungen ergeben hat, so sehen wir bei der mikrochemischen Untersuchung eine vollkommene Uebereinstimmung mit den von Sachs und de Vries untersuchten Pflanzen mit Ausnahme des Verhaltens der Stärke in der Stengelspitze, aus der makrochemischen Untersuchung ergiebt sich, dass die Zuckerbildung und Speicherung mit grosser Regelmässigkeit stattfindet.

Der höchste Glukosegehalt wird immer gefunden in der Nähe der Stengelspitze, nimmt von da bis zur Spitze ab, derart dass das Meristem frei von reducirendem Zucker ist, nimmt ebenfalls ab nach unten zu, ohne jedoch ganz zu schwinden. Je rascher das Längenwachsthum, desto mehr Glukose findet sich eben in den sich streckenden Gliedern. Ueberhaupt findet sich überall Glukose, wo Wachsthum stattfindet, also bei entkeimenden Knospen und Wurzelanlagen ebenfalls, bei Wurzeln auch wieder besonders in der Zone des Maximalwachsthums. Je reifer ein Stengel oder auch ein Internodium ist, desto weniger Glukose enthält derselbe, ganz schwindet dieser Zucker aber nie. Fructose tritt neben Glukose auf im unreifen Zuckerrohr und besonders bei energischem Längenwachsthum; bei der Reife schwindet dieser Zucker mehr und mehr, bis man ihn gar nicht mehr auffinden kann.

Saccharose tritt besonders auf, wenn das Längenwachsthum aufgehört hat (obwohl sie schon früher in geringer Menge vorhanden) und häuft sich dann mehr und mehr an in jedem Internodium. Nur im Wurzelende findet diese Anhäufung weniger statt, indem Zucker invertirt wird, um für das Wachsthum der Wurzeln gebraucht zu werden; in Folge dessen liegt das Saccharosemaximum lange Zeit an der Oberfläche des Bodens und erst nachher steigt dies höher im Stengel, um bei der Reife ziemlich nahe bei der Spitze zu liegen; wo sich dann der Maximumsaccharosegehalt befindet, ist der Minimumglukosegehalt. Je langsamer das Wachsthum, desto mehr Saccharose häuft sich an und umgekehrt. Das kann so weit gehen, dass, wenn ein Stengel langsam gewachsen ist in Folge von Trockenheit und sich dabei viel Saccharose angehäuft hat und wenn dann auf einmal in Folge vieler Regen ein schnelles Wachsthum stattfindet, wahrscheinlich ein Theil dieser Saccharose wieder invertirt und zum Wachsthum der Stengelspitze benutzt w

Wenn das Zuckerrohr überreif, wird Saccharose invertirt.

Die Regelmässigkeit der Zuckerbildung beim Zuckerrohr ist so gross, dass man sehr regelmässige Kurven erhält, wenn man den Saccharose- und Glukosegehalt der verschiedenen Internodien graphisch dargestellt. Jeder schädigende Einfluss, z. B. Raupenfrass, Risse, eingedrungene Pilzmycelien u. s. w., lässt sich bei diesen Kurven gleich constatiren; ebenfalls ersieht man daraus leicht, ob das Rohr während der letzten Zeit stark gewachsen oder nicht und endlich lässt sich auch der Reifegrad in derselben Weise bestimmen. Alle diese Kurven bei verschiedenen Zuckerrohranpflanzungen sehen sich, was die Hauptsachen anbetrifft, sehr ähnlich. Anders wird die Sache, wenn man Saccharose und Glukose ausrechnet in Procenten einer Zahl, welche man erhält, indem man die Trockensubstanz bestimmt und davon abzieht Saccharose und Glukose, alles bei je einem Internodium (diese Zahl, welche ungefähr der Fasersubstanz entspricht, ist in erwachsenen Internodien ziemlich constant). Diese Zahlen geben viel weniger regelmässige Kurven, aber dagegen ist der allgemeine Typus der Kurven bei jeder einzelnen Anpflanzung constant, wird also wohl hauptsächlich bestimmt durch die dort vorherrschenden äusseren Verhältnisse.

Stärke findet sich nur in der Calyptra, im Meristem des Stengels, in den Zellen der Stärkescheide der Fibrovasalstränge der jüngsten Internodien und der Blattscheide, und in den Blattspreiten im Assimilationsparenchym. Sie scheint beim Zuckerrohr nur als transitorische Stärke vorzukommen, nur dort gebildet zu werden, wo ein Uebermaass von Kohlenhydraten vorhanden, welche nicht gleich verarbeitet werden können.

Wenn man also ein einziges Internodium betrachtet vom Augenblick an, wo dasselbe angelegt, bis zur Reife, so wird man von Kohlenhydraten zuerst viel Stärke finden (besonders im Meristem), diese schwindet allmählich, zuerst im Grundparenchym, während sie noch ziemlich lange erhalten bleibt in den Knoten und in den Zellen der Stärkescheide der Gefässbündel. Inzwischen treten reducirende Zucker (d-Glukose und d-Fructose) auf, deren Menge zunimmt mit dem Längenwachsthum; wenn die Zellstreckung vollendet, nimmt deren Menge wieder ab und zwar die Fructose rascher wie die Glukose, derart, dass zuletzt nur noch ganz kleine Quantitäten Glukose übrig bleiben. Die Saccharose scheint erst später als die Glukose aufzutreten, nimmt jedenfalls erst rasch zu, wenn der reducirende Zucker abnimmt; endlich wird bei der Reife

des Rohres auch hier ein Maximum erreicht im selben Augenblick, wo die Glukose im Minimum vorhanden. Nur wenn an einem Glied sich die Wurzelanlagen entwickeln, ändert sich die Sache, indem Saccharose (wahrscheinlich nach der Inversion) dem Internodium entzogen wird, um für das Wurzelwachsthum gebraucht zu werden.

In den Blättern werden gebildet Saccharose, Glukose, Fructose und Stärke, und zwar sieht man mikrochemisch, dass dort wo viel Stärke wenig reducirender Zucker und umgekehrt vorhanden ist. Die während des Tages abgelagerte Stärke wandert Nachts ganz oder fast ganz aus. Für das Verhältniss der drei Zuckerarten fand Prinsen Geerligs Saccharose : Glukose: Fructose = 4 : 2 : 1. Mag dieses Verhältniss auch nicht immer dasselbe sein, jedenfalls findet sich Saccharose im Uebermaass und ist Fructose der am wenigsten vorkommende Zucker.

Wenn es erlaubt ist, hier eine Hypothese über die Kohlenhydratumwandlungen der Blätter mitzutheilen, so scheint es mir, in Betracht auch der Untersuchungen von Brown und Morris[1]) wahrscheinlich, dass Saccharose das erste sichtbare Assimilationsprodukt ist. Ein Uebermaass von Saccharose kann zeitweise abgelagert werden als Stärke, diese kann später wieder gelöst werden zu Glukose. Ein anderer Theil der Glukose ist vielleicht, ebenso wie die Fructose aus der Inversion von Saccharose hervorgegangen.

Wie dem auch sein mag, jedenfalls strömen dem Stengel zu: viel Saccharose, weniger Glukose und eine ganz geringe Menge Fructose. Die am kräftigsten assimilirenden Blätter findet man an der Stengelspitze, während an erwachsenen Internodien, wenigstens den höheren, zwar noch Blätter befestigt sind, aber jedenfalls nur die älteren. Die grössten Mengen dieser Zucker werden also der Stengelspitze zugeführt. Dort finden wir aber ein ganz anderes Verhältniss für diese Kohlenhydrate, welches abhängig ist von der Energie des Längenwachsthums, und z. B. bei einer kräftig wachsenden Spitze bestimmt wurde auf Saccharose : Glukose : Fructose = 0,8 : 1 : 1. Je stärker das Wachsthum, desto weniger

1) Horace F. Brown and G. Harris Morris, A contribution mistry and physiology of foliage leaves. Journal chemical Society, May

Saccharose findet sich, desto mehr Glukose und besonders auch Fructose.

Zweierlei Erklärung dieser Thatsachen ist möglich. Erstens könnte die Saccharose hauptsächlich weiter wandern nach dem unteren Theile des Stengels, während Glukose und besonders Fructose an der Spitze festgehalten würden und zwar um so mehr, je energischer die Zellstreckung verliefe. Indessen ist diese Erklärung doch äusserst gezwungen und lässt sie sich gar nicht in den Rahmen bekannter Thatsachen einreihen.

Viel wahrscheinlicher scheint es mir, dass die Saccharose in der Stengelspitze invertirt wird und dass daher die grossen Mengen Glukose und Fructose stammen; die Inversion wird dann also um so energischer sein müssen, je stärker das Wachsthum. Das stimmt nun ganz gut mit allen übrigen schon genannten Thatsachen, dass nämlich beim Wachsthum irgend eines Theiles des Zuckerrohrs reducirender Zucker zuströmt, der dort, wo er nicht genügend vorhanden, durch Inversion von Saccharose gebildet wird. (Es wäre von Interesse zu ermitteln, ob vielleicht überall, wo beim Zuckerrohr Wachsthum stattfindet, Invertin gebildet wird.)

Wozu aber diese Inversion der Saccharose? Es sind zwei Erklärungen möglich: Erstens könnte es sein, dass die Saccharose nicht direkt zum Wachsthum der Zellhäute benutzt werden kann, dass sie erst invertirt werden muss; aber es wäre auch sehr gut denkbar, dass es sich hier in den Internodien, wo eine starke Zellstreckung stattfindet, darum handelt den Turgor der Zellen so viel wie möglich zu heben. Bekanntlich hat De Vries gezeigt[1]), dass die verschiedenen Zuckerarten denselben isotonischen Coëfficienten besitzen; weil nun bei der Inversion einer Lösung von einem Molekül Saccharose zwei Moleküle Invertzucker entstehen, muss dabei die osmotische Kraft dieser Lösung sich verdoppeln. Welche dieser beiden Erklärungen richtig ist, ob vielleicht beide zusammen wirken, wird sich aus späteren Untersuchungen wohl ergeben.

Wenn das Längenwachsthum beendet ist, wird der Invertzucker wieder allmählich in Saccharose umgewandelt, wenigstens derjenige Theil, welcher nicht verathmet ist. Zu gleicher Zeit strömen neue Mengen Kohlenhydrate aus den älteren Blättern zu; die Saccharose wird aber jetzt unverändert bleiben, die Fructose

---

1) H. de Vries, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, XIV, 1884, p. 427.

wird mit Glukose zusammen auch Saccharose liefern und wenn man deren resp. Mengen in Anbetracht zieht, wird zuletzt natürlich nur Glukose übrig bleiben müssen, was vollkommen stimmt mit den Untersuchungen Winter's. Nur ist zuletzt die Glukosemenge so gering 0,15—0,25%, dass man wohl genöthigt ist zur Annahme, dass Glukose auch ohne Anwesenheit von Fructose in Saccharose umgewandelt ist. Nach den Resultaten der Untersuchungen von Lobry de Bruin und Alberda van Ekenstein[1]), welche ergaben, dass Glukose durch Alkalien in Fructose umgewandelt wird, braucht dies nicht Wunder zu nehmen. Man könnte zwar auch noch annehmen, dass die verschwundene Glukose ganz verathmet ist, indessen würde sich dann keine Erklärung ergeben für die Thatsache, dass der niedrigste Glukoseprocent gefunden wird in den Internodien, welche den höchsten Saccharosegehalt besitzen.

Zuletzt mag noch erwähnt werden (in Uebereinstimmung mit Sachs und De Vries), dass die reducirenden Zucker in Stengel- und Wurzelspitze im eigentlichen Vegetationspunkt verschwinden; theilweise werden sie hier zur Eiweissbildung verbraucht, theilweise auch abgelagert als Stärke im Meristem der Stengelspitze und in der Calyptra.

Das Hauptresultat dieser Untersuchungen lässt sich also wohl derart zusammenfassen, dass erstens der Gang der Zuckerbildung und -Umwandlung beim Zuckerrohr äusserst regelmässig ist und zweitens Theile, welche kein Wachsthum mehr zeigen, Saccharose speichern, während dort, wo Wachsthum stattfindet, Glukose und Fructose nöthig sind und zwar, wenn sie an diesem Orte nicht vorhanden, durch Inversion von Saccharose gebildet werden.

V. Tabellen.

Die Tabellen, welche im Texte mitgetheilt wurden, sind hier nicht mehr angeführt (für die Bezeichnungen vergl. den Text, p. 307).

Zuckerfabrik A.

Am 28. November wurden verschiedene Stengel geschnitten und zwar:

---

1) C. A. Lobry de Bruin et W. Alberda [illegible] [illegible]ansformation réciproque les uns dans les autres des sucres gluco[illegible] Recueil des travaux chimiques des Pays-Bas, T. XIV, 1895

Ein Stengel 3 Monate alt. Internodium 1—9 Wurzelende, 12—22 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V
1—11	12,0	40,5	3,1	1,3
12—14	10,5	50,5	1,9	2,8
15—22	16,0	48,0	0,1	2,6
Summe	38,5	139,0	1,89	2,30

Ein Stengel desselben Feldes mit Secundärstengel; dieser war 17 cm lang, hatte 14 Internodien mit einem Gewicht von 37,0 g und 2,2 % Saccharose und 1,9 % Glukose. Der Hauptstengel hatte eine farblose Spitze von Internodium 15—24, Wurzelende von 1—14.

I	II	III	IV	V
1—11	10,0	36,5	4,2	1,2
12—15	9,5	52,0	3,1	3,2
16, 17	7,5	37,5	1,1	3,9
18—24	12,0	32,5	0,3	2,4
Summe	39,0	158,5	2,31	2,74

Ein Stengel aus einem anderen Felde war 4 Monate alt. Internodium 1—10 war Wurzelende, 19—27 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V
1—10	7,5	18,0	5,0	0,5
11—14	7,5	36,0	5,8	1,9
15, 16	10,0	57,0	4,2	2,9
17, 18	8,0	53,5	2,1	2,9
19, 20	12,5	65,0	0,6	2,9
21—27	15,5	38,0	0,0	2,3
Summe	61,0	267,5	2,40	2,40

Ein Stengel mit zwei Secundärstengeln aus demselben Felde. Hauptstengel. Internodium 1—12 Wurzelende, 21—29 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V
1—16	13,0	40,5	5,1	0,7
17—19	8,5	39,0	4,0	2,3
20—22	11,0	56,5	1,8	2,9
23—29	18,0	47,5	0,7	2,3
Summe	50,5	183,5	2,70	2,10

Erster Secundärstengel. Internodium 1—7 Wurzelende, 13—18 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V
1—12	20,0	36,5	3,7	1,6
13—18	15,0	33,5	0,5	2,3
Summe	35,0	70,0	2,2	1,9

Zweiter Secundärstengel. Internodium 1—6 Wurzelende, 12—19 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V
1—11	18,5	53,5	3,6	1,8
12—19	15,5	52,0	0,7	2,4
Summe	34,0	105,5	2,2	2,1

Aus einem dritten Felde wurden einige Stengel von 6 Monaten geschnitten, und zwar ein Stengel, wo Internodium 1—11 Wurzelende, 22—30 farblose Spitze war.

I	II	III	IV	V
1—10	8,0	24,5	6,7	0,26
11—15	9,0	36,0	9,7	0,4
16—18	10,0	39,5	9,0	1,0
19, 20	8,5	35,5	6,9	1,9
21—30	13,5	39,0	2,5	2,3
Summe	49,0	174,5	6,94	1,25

Ein zweiter Stengel mit zwei Secundärstengeln. Hauptstengel: Internodium 1—10 Wurzelende, 17—26 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V
1—9	9,5	26,0	5,4	0,4
10—11	4,5	22,0	7,8	0,7
12, 13	10,0	48,5	7,2	1,3
14	7,0	36,5	5,6	1,8
15, 16	9,5	48,5	3,5	2,6
17—26	15,0	44,5	1,1	2,3
Summe	55,5	226,0	4,76	1,70

Erster Secundärstengel. Internodium 1—12 Wurzelende, 18—25 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V
1—13	14,5	39,5	7,1	0,7
14—17	12,0	56,0	5,7	1,4
18—25	12,5	39,0	1,6	2.1
Summe	39,0	134,5	4,92	1,40

Zweiter Secundärstengel. Dieser hatte eine Länge von 24 cm, ein Gewicht von 42,5 g mit 3,2 % Saccharose und 1,6 % Glukose. 14 Internodien waren sichtbar.

Zuckerfabrik B.

Am 16. December wurde ein Stengel mit Secundärstengel im Alter von 6 Monaten geschnitten.

Hauptstengel. Internodium 1—11 Wurzelende. 25—33 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V
1—10	10,0	36 0	5,2	0,5
11, 12	5,0	28,0	8,1	0,9
13, 14	9,5	51,5	8,3	1,6
15	6,5	39,5	8,0	1,8
16	6,5	42,5	7,1	2 1
17	6,0	40,0	6,1	2,2
18	6,5	44,5	5,6	2,3
19	8,0	60,5	4,9	2,7
20	7,0	53,0	3,8	2,8
21	9,0	62,5	2,7	3,1
22	9,0	66,5	2,0	3,2
23	10,0	66,5	1,0	3,4
24	9,0	53,0	0,3	3,3
25	9,5	43,0	0,2	3,0
26—33	17,0	45,5	0,2	2,0
Summe	128,5	732,5	3,89	2,49

Secundärstengel. Internodium 1—9 Wurzelende, 17—23 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V
1—10	11,0	38,5	4,5	1,0
11	5,0	34,5	5,1	1,8
12, 13	7,5	58,5	3,5	2,1
14	5,0	38,0	2,5	2,3
15	7,0	51,0	1,4	2,6
16	8,5	58,5	0,4	2,7
17	11,5	58,0	0,2	2,6
18—23	14,0	40,5	0,1	1,6
Summe	69,5	377,5	2,01	2,17

Die folgenden Tabellen beziehen sich alle auf Stengel, welche monatlich aus bestimmten Anpflanzungen analysirt wurden.

Zuckerfabrik A. Anpflanzung 3. Ausgepflanzt Ende August.

Ein Stengel von 3 Monaten. Internodium 1—9 Wurzelende, 12—22 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—11	12,0	40,5	3,1	1,3	18,1	17,1	7,2	3,8	1,6
12—14	10,5	50,5	1,9	2,8	12,0	15,8	23,3	2,2	3,2
15—22	16,0	48,0	0 1	2,6	8,6	1,2	30,2	0,1	2,8
Summe	38,5	139,0	1,89	2,30	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 4 Monate alt. Internodium 1—13 Wurzelende, 18—23 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—13	7,0	20,0	3,5	1,3	16,0	21,9	8,1	4,2	1,6
14, 15	6,5	31,5	1,9	2,8	9,0	21,1	31,1	2,1	3,1
16	7,0	35,5	1,4	2,7	8,7	16,1	31,0	1,5	3,0
17	8,5	42,0	0,8	2,9	8,2	9,8	34,1	0,9	3,1
18	11,5	46,0	0,0	2,8	7,5	0,0	37,3	0,0	3,0
19—23	15,0	34,0	0,0	2,0	—	0,0	—	0,0	—
Summe	55,5	209,0	1,02	2,53	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 5 Monate alt. Internodium 1—25 Wurzelende, 39—46 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—23	13,0	40,0	5,4	0,5	19,8	27,3	2,5	6,7	0,6
24, 25	5,0	37,0	7,9	1,1	13,0	60,8	8,5	9,1	1,3
26	4,0	35,0	8,0	1,8	10,5	76,2	17,1	8,9	2,0
27	7.0	58,5	7,7	2,3	(10,1)	(76,2)	(22,8)	(8,6)	(2,6)
28	8,5	69,5	7,3	2,4	9,7	75,3	24,7	8,1	2,7
29	10,0	77,0	7,2	2,5	8,5	84,7	29,4	7,9	2,7
30	10,5	81,5	6,6	2,6	8,5	77,7	30,6	7,2	2,8
31	11,5	81,5	6,1	2,6	(8,7)	(70,1)	(30,0)	(6,7)	(2,8)
32	12,0	83,5	5,3	2,7	8,9	59,5	30,3	5,8	3,0
33	11,0	79,5	5,0	2,8	9,7	51,5	28,9	5,5	3,1
34	10,5	76,0	4,1	2,9	10,5	39,0	27,6	4,6	3,2
35	11,0	78,0	3,1	2,9	10,1	30,7	28,7	3,4	3,2
36	13,5	87,5	2.3	3,0	9,7	23,7	30,9	2,5	3,3
37	13,5	87,0	1,1	3,1	9,9	11,1	31,3	1,2	3,4
38	12,0	76,0	0,4	2,9	7,5	5,3	38,6	0,4	3,1
39	12,0	63,5	0,0	2,7	8,2	0,0	32,9	0,0	2,9
40	12,5	49,0	0,0	2,0	8,8	0,0	22,7	0,0	2,2
41—46	14,5	36,0	0,4	1,3	8,1	4,9	16,0	0,4	1,4
Summe	192,0	1196,0	4,24	2,68	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 6 Monate alt. Internodium 1—15 Wurzelende, 28—35 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—12	8,5	35,5	7,2	0,7	16,5	43,6	4,2	8,6	0,8
13	4,5	32,5	9,0	1,4	12,5	72,0	11,2	10,3	1,6
14	7,0	57,0	9,0	1,6	11,1	81,1	14,4	10,1	1,8
15	9,5	82,0	9,1	1,9	10,4	87,5	18,3	10,1	2,1
16	10,5	91,5	9,1	2,0	10,1	90,1	19,8	10,1	2,2
17	10,5	88,0	8,9	2,0	10,2	87,3	19,6	9,9	2,2
18	10,5	86,5	8,1	2,0	9,6	84,4	20,8	9,0	2,2
19	11,0	85,5	7,9	2.0	9,8	80,6	20,4	8,7	2,2
Summe	72,0	558,5	—	—	—	—	—	—	—

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Uebertrag	72,0	558,5	—	—	—	—	—	—	—
20	11,5	85,0	7,6	2,1	10,1	75,2	20,8	8,4	2,3
21	10,5	77,0	6,8	2,2	10,4	65,4	21,1	7,6	2,4
22	9,5	67,5	6,0	2,3	10,4	57,7	22,1	6,7	2,6
23	9,0	66,5	5,8	2,3	9,9	58,6	23,2	6,4	2,5
24	9,5	70,0	4,7	2,5	9,7	48,4	25,8	5,2	2,7
25	8,5	63,5	3,3	2,6	9,8	33,7	26,5	3,6	2,9
26	9,0	61,5	1,9	2,8	9,5	20,0	29,5	2,1	3,1
27	8,5	58,0	1,0	2,7	8,8	11,4	30,7	1,1	3,0
28	8,5	46,0	0,8	2,8	9,0	8,9	31,1	0,9	3,1
29—35	15,5	48,0	0,5	2,2	9,0	5,5	24,4	0,5	2,4
Summe	172,0	1201,5	6,25	2,15	—	—	—	—	—

Zuckerfabrik B. Anpflanzung 1. Ausgepflanzt halb August.

Ein Stengel, 4 Monate alt. Internodium 1—10 Wurzelende, 16—23 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—12	11,0	39,0	2,3	1,7	11,9	19,3	14,3	2,6	1,9
13	7,0	53,5	1,1	2,9	6,3	17,4	46,0	1,2	3,1
14	10,0	79,5	0,5	2,8	6,0	8,3	46,7	0,5	3,0
15	11,0	82,5	0,0	2,7	6,3	0,0	42,9	0,0	2,9
16	10,0	57,0	0,0	2,4	5,9	0,0	40,7	0,0	2,5
17	11,5	49,5	0,0	1,8	5,8	0,0	31,0	0,0	1,9
18—23	13,5	36,5	0,2	1,0	5,6	3,5	17,9	0,2	1,0
Summe	74,0	397,5	0,49	2,34	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 5 Monate alt. Internodium 1—16 Wurzelende, 26—32 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—14	9,5	41,0	6,3	0,6	18,0	35,0	3,3	7,7	0,7
15	4,5	34,5	8,1	1,8	10,7	75,7	16,3	9,1	2,0

Ein Stengel, 6 Monate alt. Internodium 1—21 Wurzelende, 35—43 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—16	10,0	40,0	6,2	0,5	20,8	29,8	2,4	7,8	0,6
17, 18	5,0	40,5	9,0	0,6	15,1	59,6	4,0	10,6	0,7
19, 20	6,5	60,0	10,0	0,6	14,1	70,9	4,2	11,6	0,7
21	5,0	52,0	11,3	1,0	11,7	96,6	8,5	12,8	1,1
22	7,0	75,5	11,4	1,4	10,2	111,8	13,7	12,7	1,5
23	8,5	96,0	11,2	1,7	9,5	117,9	17,9	12,4	1,9
24	7,5	86,0	11,1	1,8	10,0	111,0	18,0	12,3	2,0
25	9,0	94,0	10,1	2,0	10,7	94,4	18,7	11,3	2,2
26	8,5	85,5	9,9	2,1	10,4	95,2	21,2	11,1	2,3
27	9,0	89,0	8,9	2,4	10,3	86,4	23,3	9,9	2,7
28	9,0	82,0	7,6	2,6	11,2	67,9	23,2	8,5	2,9
29	9,5	80,5	6,7	2,8	10,7	62,6	26,2	7,5	3,1
30	8,5	75,0	5,4	2,9	10,3	52,4	28,1	6,0	3,2
31	8,5	71,0	4,0	3,0	10,6	37,7	28,3	4,5	3,4
32	9,0	70,5	2,3	3,0	10,5	21,9	28,6	2,6	3,4
33	9,0	67,5	1,1	3,4	11,0	10,0	30,9	1,2	3,8
34	8,5	58.0	0,8	3,5	9,7	8,2	36,1	0,9	3,9
35	9,0	48,0	0,8	3,2	8,6	9,3	37,2	0,9	3,5
36—43	20,0	58,0	1,1	2,4	10,1	10,9	23,8	1,2	2,7
Summe	167,0	1329,0	7,16	2,22	—	—	—	—	—

Anpflanzung 2. Ausgepflanzt halb Juli.

Ein Stengel, 5 Monate alt. Internodium 1—16 Wurzelende, 7—36 farblose Spitze, 17 mit Raupenfrass.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—16	9,5	36,5	3,6	1,0	22,2	16,2	4,5	4,6	1,3
17, 18	5,0	35,5	4,6	1,9	13,5	34,1	14,1	5,3	2,2
19	3,5	26,5	4,1	2,6	12,1	33,9	21,4	4,7	2,9
20	3,5	33,5	3,7	2,8	11,6	32,0	24,1	4,2	3,2
21	4,5	47,5	2,7	3,5	10,2	26,5	34,3	3,0	3,9
22	5,0	64,5	1,8	4,0	9,5	19,0	42,1	2,0	4,4
23	7,0	82,0	1,0	4,3	8,8	11,4	48,8	1,1	4,7
24	7,5	81,5	0,1	4,3	8,3	1,2	51,8	0,1	4,7
25	8,0	86,5	0,0	4,0	6,9	0,0	58,0	0,0	4,3
26	9,5	93,0	0,0	3,7	7,2	0,0	51,4	0,0	4,0
27	10,0	84,0	0,0	3,3	(7,2)	0,0	(45,8)	0,0	(3,6)
28	10,0	69,5	0,0	3,1	7,2	0,0	43,0	0,0	3,3
29	10,0	49,5	0,0	2,7	7,5	0,0	36,0	0,0	2,9
30—36	10,5	31,0	0,0	1,7	7,5	0,0	22,7	0,0	1,9
Summe	103,5	821,0	1,17	3,36	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 6 Monate alt. Internodium 1—14 Wurzelende, 25—32 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—8	9,0	39,0	6,6	0,8	16,4	40,2	4,9	7,9	1,0
9, 10	5,5	48,0	8,0	1,1	14,9	53,7	7,4	9,4	1,3
11	3,5	34,0	9,0	1,2	14,3	62,9	8,4	10,5	1.4
12	4,0	40,0	9,5	1,2	13,9	68,3	8,6	11,0	1,4
13	4,5	45,0	9,1	1,6	13,5	67,4	11,8	10,5	1,8
14	6,5	72,0	8,9	1,9	(12,8)	(69,5)	(14,8)	(10,2)	(2,2)
15	8,0	92,5	8,9	2,5	11,5	77,4	21,7	10,0	2,8
16	9,0	97,0	(8,4)	(2,7)	(11,3)	(74,3)	(23,9)	(9,5)	(3,0)
17	10,5	110,0	7,8	2,9	10,6	73,6	27,4	8,7	3,2
18	11,0	114,0	7,0	3,1	11,1	63,1	28,0	7,9	3,5
19	11,0	103,0	6,4	3,1	10,7	59,8	29.0	7,2	3,5
20	12,5	106,0	6,0	3,1	10,7	56,1	29,0	6,7	3,5
21	14,0	107,5	5,3	3,2	10,6	50,0	30,2	5,9	3,6
22	11,5	85,0	3,3	3,3	11,6	28,4	28,4	3,7	3 7
23	10,0	71,5	2,1	3,5	10,7	19,6	32,7	2,3	3,9
24	10,5	70,0	1,1	3,7	9,9	11,1	37,4	1,2	4,1
25	11,0	55,5	0,1	3,9	8,6	1,2	45,3	0,1	4,3
26—32	15,0	41,0	0 8	2,4	9,7	8,3	24,7	0,9	2 7
Summe	167,0	1331,0	6,07	2,73	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 7 Monate alt. Internodium 1—17 Wurzelende, 33—40 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—13	10,5	47,0	7,7	0,6	18,3	42,1	3,3	9,4	0,7
14, 15	6,0	53,0	9.9	1,0	13,8	71,7	7,2	11,4	1,1
16	6,0	65,0	10,3	1,8	10,1	102,0	17,8	11,4	2,0
17	6,5	71,0	9,9	2,2	10,1	98,0	21,8	11,0	2,4
18	9,0	91,0	9,6	2,6	9,4	102,1	27,6	10,6	2,8
19	9,5	93,0	9,4	2,6	10,1	93,1	25,7	10,4	2.9
20	11,0	105,0	9,2	2,6	9,3	98,9	27,9	10,1	2,9
21	11,0	100,5	9,0	2,7	10,1	89,1	26,7	10,0	3,0
22	12,0	105,5	8,6	2,8	10,0	86,0	28,0	9,6	3,1
23	12,0	98,0	8,3	2,7	10,6	78,3	25,5	9,3	3,0
24	12,5	100,0	8,0	2,6	10,3	77,6	25,2	8,9	3,0
25	13,0	95,5	7,4	2,6	11,5	64,3	22,6	8,4	3,0
26	12,0	85,5	7,1	2,7	9,9	71,7	27,3	7,9	3,0
27	11,5	79,0	6,7	2,7	11,0	60,9	21,5	7,5	3,0
28	11,5	75,0	6,0	2,7	10,3	58,2	26,2	6,7	3,0
29	13,0	74,5	5,4	2,7	10,9	49,5	24,8	6,1	3,0
30	14,0	76,0	4,3	2,8	10,3	42,7	27,2	4,8	3,1
31	14,0	69,5	2,2	2,9	9,6	22,9	30,2	2,4	3,2
32	13,0	56,5	0,6	2,7	9,5	6,3	28,4	0,7	3,0
33—40	25.5	58,0	0,3	2,0	9,7	3,1	20,6	0,3	2,2
Summe	233,5	1598,5	7,29	2,48	—	—	—	—	—

Anpflanzung 3. Ausgepflanzt halb Juni.

Ein Stengel, 6 Monate alt. Internodium 1—9 Wurzelende, 30–36 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—9	10,0	37,5	6,7	0,23	22,0	30,5	1,0	8,6	0,3
10, 11	6,0	33,0	9,2	0,32	15,0	61,5	2,1	10,8	0,4
12, 13	8,5	47,5	10,0	0,5	13,2	75,7	3,8	11,5	0,6
14, 15	9,0	54,0	9,3	1,0	12,3	75,6	8,1	10,6	1,1
16, 17	8,0	51,5	8,5	1,5	(11,5)	(73,9)	(12,0)	(9,7)	(1,7)
18, 19	8,5	54,0	7,3	1,9	10,7	68,2	17,8	8,3	2,2
20, 21	9,0	57,0	6,2	2,3	10,7	58,0	21,5	7,0	2,6
22, 23	8,5	59,0	4,6	2,7	11,0	41,8	24,5	5,2	3,0
24	5,0	33,0	3,3	3,1	(10,3)	(32,0)	(30,1)	(3,7)	(3,4)
25	5,5	38,0	2,5	3,2	9,6	26,0	33,3	2,8	3,5
26	6,5	43,0	1,9	3,3	9,2	20,6	35,9	2,1	3,6
27	7,5	50,0	1,1	3,4	8,5	13,0	40,0	1,2	3,7
28	7,5	47,5	0,7	3,2	8,2	8,5	39,0	0,8	3,5
29	8,5	47,5	0,4	3,1	8,5	4,7	36,6	0,4	3,4
30	8,5	35,0	0,3	2,7	9 0	3,3	30,0	0,3	3,0
31—36	15,0	35,0	0,4	1,2	9,7	4,1	12.4	0,4	1,3
Summe	131,5	722,5	4,72	2,13	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 7 Monate alt. Internodium 1—12 Wurzelende, 1—39 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—8	6,5	22,5	5,8	0,29	22,3	26,0	1,3	7,5	0,4
9, 10	5,0	38,0	9,5	0,5	14,5	65,5	3,7	11,1	0,6
11	5,0	42,5	10,0	0,8	13,8	72,5	5,8	11,6	0,9
12	7,0	57,5	10,2	1,0	12,7	80,3	7,9	11,7	1,1
13	9,5	73,0	10,6	1,1	12,4	85,5	8,9	12,1	1,2
14	9,5	75,0	10,5	1,3	11,9	88,2	10,9	11,9	1,4
15	9,0	71,0	10,5	1,4	11,4	92,1	12,3	11,8	1,6
16	8,5	69,0	10,4	1,5	12,0	86,7	12,5	11,8	1.7
17	10,5	87,5	10,3	1,6	10,6	97,2	15,1	11,5	1,8
18	9,5	83,0	10,3	1,7	9,6	107,3	17,7	11,4	1,9
19	8,0	71,0	10,4	1,7	9,2	113,0	18,5	11,4	1,9
20	8,0	69,0	10,2	1,8	9,4	108,5	19,1	11,2	2,0
21	8,5	72,5	9,2	2,0	9,6	95,8	20,8	10,2	2,2
22	9,0	73,0	8,5	2,1	9,9	85,9	21,2	9,4	2,3
23	8,5	70,0	8,2	2,2	10.3	79,6	21,3	9,1	2,4
24	8,5	66,0	7,7	2,3	11,0	70,0	21,0	8.6	2,6
25	9,0	66,5	6,8	2,4	10,2	66,7	23,5	7,6	2,7
26	10.0	66,0	6,1	2,5	10,9	56.0	23,0	6,8	2,8
27	9,0	56,0	5,0	2,7	10,3	48,5	26,2	5,6	3,0
28	7,0	44,5	4,0	2,6	9,6	41,7	27,0	4,4	3,0
29	7,5	44,0	3,3	2,4	10,0	33,0	24,0	3,7	2,7
30	9,5	49,5	2,6	2,3	10,1	25,7	22,8	2,9	2,5
31	10,0	44,0	1,9	2,0	11,8	16,1	17,0	2,2	2,3
32—39	17,0	40,0	1,1	1,2	11,1	9.9	10,8	1,2	1,4
Summe	209,5	1451,0	8,13	1,79	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 8 Monate alt. Internodium 1—24 Wurzelende, 43—51 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—16	5,5	57,5	7,8	0,4	20,8	32,2	1,9	9,8	0,5
17, 18	6,0	37,0	9,6	0,6	17,5	54,8	3,4	10,4	0,7
19	6,0	38,0	10,5	0,9	14,9	70,5	6,0	12,1	1,0
20	7,5	51,0	10,9	1,0	14,0	77,8	7,1	12,7	1,2
21	6,5	51,0	10,5	1,2	13,1	80,2	9,2	12,1	1,4
22	6,5	48,5	10,6	1,3	12,4	87,1	10,5	12,1	1,5
23	6,5	49,5	10,8	1,4	11,8	91,5	11,9	12,1	1,6
24	6,5	56,0	10,0	1,5	11,8	92,9	12,7	12,4	1,7
25	7,0	65,0	11,2	1,5	10,1	110,9	14,9	12,4	1,7
26	7,5	64,5	11,3	1,5	10,7	105,6	14,0	12,6	1,7
27	9,0	76,5	11,6	1,5	11,0	105,5	13,6	13,0	1,7
28	9,0	79,0	11,8	1,5	10,3	114,6	14,6	13,2	1,7
29	9,5	81,0	11,3	1,5	12,0	94,2	12,5	12,9	1,7
30	9,5	81,0	11,6	1,5	11,3	102,6	13,3	13,1	1,7
31	10,0	81,5	12,1	1,5	10,7	113,1	14,0	13,5	1,7
32	10,5	82,5	11,6	1,6	10,3	112,6	15,5	12,9	1,7
33	11,0	83,0	11,3	1,6	9,6	118,7	16,7	12,5	1,7
34	9,5	69,5	11,1	1,6	10,4	106,7	15,4	12,4	1,7
35	9,0	63,5	10,5	1,7	10,6	99,1	16,1	11,9	1,9
36	9,5	63,0	10,5	1,7	10,4	101,0	16,3	11,7	1,9
37	11,0	69,5	9,4	2,2	10,0	94,0	22,0	10,4	2,4
38	10,5	63,5	8,8	2,4	10,2	86,3	23,5	9,8	2,7
39	10,0	56,5	7,3	2,5	11,8	61,9	21,2	8,3	2,8
40	9,5	49,5	5,5	2,7	9,8	56,1	27,5	6,1	3,0
41	8,5	44,5	3,8	2,6	10,0	38,0	26,0	4,2	2,9
42	8,0	38,5	2,5	2,6	9,3	26,9	28,0	2,7	2,8
43	7,5	30,5	1,6	2,6	9,3	17,2	27,9	1,7	2,8
44—51	18,5	42,0	0,9	1,8	9,8	9,2	18,4	1,0	2,0
Summe	245,5	1673,0	10,34	1,63	—	—	—	—	—

Zuckerfabrik C. Anpflanzung 1. Ausgepflanzt Ende Juli.

Ein Stengel im Alter von 3 Monaten. 28 Internodien waren sichtbar, alle farblos.



Ein Stengel, 5 ½ Monate alt. Internodium 1—21 Wurzelende, 34—43 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—14	9,5	36,0	5,4	0,3	20,6	21,3	1,4	6,8	0,4
15—17	4,5	29,5	7,7	0,4	15,9	48,4	2,5	9,2	0,5
18, 19	5,5	43,0	8,5	0,7	13 0	65,4	5,4	9,8	0,8
20	4,5	40,0	9,7	0,8	11,2	86,6	7,1	10,9	0,9
21	5,5	50,0	9,9	0,9	11,5	86,1	7,8	11,2	1,0
22	7,0	67,0	9,9	1,2	10,6	93,4	11,3	11,1	1,3
23	9,0	81,0	9,4	1,4	10,0	94,0	14,0	10,4	1,5
24	8,0	72,0	8,7	1,6	10,6	82,1	15,1	9,7	1,8
25	7,0	64,0	8,0	1,7	10,2	78,4	16,7	8,9	1,9
26	7,5	70,0	7,3	2,0	10,9	67,0	18,3	8,2	2,2
27	8,5	80,0	7,1	2,1	10,1	70,3	20,8	7,9	2,3
28	7,0	71,0	6,2	2,3	11,1	55,9	20,7	7,0	2,6
29	6,5	68,0	4,8	2,5	10,5	45,7	23,8	5,4	2,8
30	7,0	73,0	3,4	2,7	9,7	35,0	27,8	3,8	3,0
31	7,5	79,5	2,2	3,0	9,6	22,9	31,2	2,4	3,3
32	7,0	75,0	1,2	3,3	8,6	14,0	38,4	1,3	3,6
33	7,5	84,0	0,6	3,1	8,2	7,3	37,8	0,7	3,4
34	8,0	72,5	0,6	3,0	7,9	7,6	37,9	0,6	3,2
35	8,5	65,0	0,2	2,7	8,6	2,3	31,4	0,2	3,0
36	9,5	54,0	0,2	2,5	8,5	2,3	29,4	0,2	2,7
37—43	12,0	42,0	0,3	1,5	8,2	3,6	18,3	0,3	1,8
Summe	157,0	1316,5	5,17	2,07	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 6 ½ Monate alt. Internodium 1—21 Wurzelende, 38—47 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—14	9,0	34,5	6,5	0,33	21,8	29,8	1,5	8,3	0,4
15, 16	4,0	24,0	9,4	0,35	19,1	49,2	1,8	11,6	0,4
17	4,0	26,0	10,7	0,55	14,6	73,3	3,8	12,5	0,6
18	6,0	45,0	11,4	0,6	13,6	83,8	4,4	13,2	0,7
19	6,5	50,0	11,4	0,6	13,3	85,7	4,5	13,1	0,7
20	7,0	54,0	11,4	0,6	13,1	87,0	4,6	13,1	0,7
21	7,5	53,5	11,4	0,8	12,2	93 4	6,6	12,9	0,8
22	6,0	45,0	11,0	0,9	12,5	88,0	7,2	12,6	1,0
23	5,5	42,0	10,5	1,1	12,4	84,7	8,9	12,0	1,2
24	7,0	52,0	10,2	1,3	11,7	87,2	11,1	11,7	1,4
25	7,0	56,0	10,1	1,5	12,0	84,2	12,5	11,5	1,7
26	7,5	61,5	10,0	1,7	10,9	91,7	15,6	11,2	1,9
27	8,0	72,0	9,5	1,9	10,6	89,6	17,9	10,6	2,1
28	9,0	83,0	9,2	2,0	10,2	90,2	19,6	10,2	2,2
29	10,0	93,0	9,3	2,1	9,6	96,9	21,9	10,3	2,3
30	9,5	91,0	8,6	2,2	9,2	95,6	23,9	9,5	2,4
Summe	113,5	882,5	—	—	—	—	—	—	—

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Uebertrag	113,5	882,5	—	—	—	—	—	—	—
31	9,5	94,0	7,9	2,2	9,3	84,9	23,6	8,7	2,4
32	10,0	98,0	6,7	2,4	10,2	65,7	23,5	7,4	2,7
33	11,0	100,0	6,4	2,5	8,9	71,9	28,1	7,0	2,7
34	9,5	89,0	5,1	2,8	8,6	59,3	31,9	5,6	3,0
35	10,0	88,0	3,2	3,2	8,2	39,0	39,0	3,5	3,5
36	11,0	85,0	1,7	3,4	8,6	19,7	39,7	1,9	3,7
37	11,5	84,0	0,7	3,5	8,6	8,1	40,7	0,8	3,8
38	11,0	71,0	0,2	3,3	9,0	2,2	36,7	0,2	3,6
39	12,0	54,0	— 0,1	3,1	9,3	0,0	33,5	0,0	3,4
40—47	19,5	53,0	0,3	2,6	9,6	3,1	27,1	0,3	2,9
Summe	228,5	1698,5	6,94	2,09	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 7 1/2 Monate alt. Internodium 1—24 Wurzelende, 48—56 farblose Spitze, 33 mit einem Risse versehen.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—19	12,0	47,0	8,0	0,17	19,8	40,4	0,8	10,0	0,2
20, 21	5,0	35,0	11,1	0,26	16,8	66,1	1,5	13,3	0,3
22	5,5	39,5	12,0	0,35	14,9	80,5	2,3	14,1	0,4
23	6,5	50,5	12,1	0,32	15,5	78,1	2,1	14,3	0,4
24	7,5	59,0	12,2	0,4	14,6	83,5	2,7	14,3	0,5
25	9,0	70,0	12,3	0,5	14,7	83,6	3,4	14,4	0,6
26	10,0	71,0	12,4	0,5	14,9	83,2	3,4	14,6	0,6
27	7,5	57,0	12,4	0,6	14,7	84,3	4,1	14,5	0,7
28	6,5	50,5	12,2	0,8	14,2	85,9	5,6	14,2	0,9
29	6,5	54,0	12,2	0,9	13,9	87,8	6,5	14,2	1,0
30	7,0	62,5	12,0	1,0	13,4	89,5	7,5	13,9	1,2
31	7,0	63,0	11,9	1,1	12,2	97,5	9,0	13,5	1,2
32	9,0	81,0	11,7	1,2	12,1	96,7	9,9	13,3	1,3
33	9,0	82,0	11,5	1,1	13,1	87,8	8,4	13,2	1,3
34	8,5	86,5	11,6	1,3	11,0	105,4	11,8	13,0	1,4
35	8,5	83,5	11,5	1,3	10,5	109,5	12,4	12,9	1,4
36	8,5	86,5	11,2	1,4	10,4	107,7	13,5	12,5	1,6
37	8,5	89,0	11,1	1,4	10,7	103,1	13,1	12,4	1,6



Anpflanzung 2. Ausgepflanzt Anfang Juli.

Ein Stengel mit zwei Secundärstengeln, 5 Monate alt. Hauptstengel: Internodium 1—21 Wurzelende, 35—42 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—18	14,5	33,0	7,3	0,4	21,2	34,4	1,9	9,2	0,5
19—21	5.5	30,0	10,8	0,4	(16,4)	(65,9)	(2,4)	(12,9)	(0,5)
22, 23	5,5	33,0	12,0	0,6	13,8	87,0	4,3	13,9	0,7
24, 25	9.0	55,0	12,0	1,1	11,5	104,3	9,6	13,5	1,2
26, 27	9,5	59,0	10,2	1,8	11,2	91,1	16,1	11,5	2,0
28	6,0	33,5	8,5	2,4	11,6	73,3	20,7	9,7	2,7
29	6,5	37,0	7,8	2,6	11,0	70,9	23,6	8,8	2,9
30	7,0	39,5	7,2	2,7	(12,7)	(65,5)	(24,5)	(8,2)	(3,1)
31	7,0	38,5	5,8	3,5	11,0	52,7	31,8	6,5	3,9
32	7,0	37,5	4,5	3,4	11,7	38,5	29,1	5,1	3,8
33, 34	9,5	52,0	3,0	3,4	11,2	26,0	30,3	3,4	3,8
35—42	15,0	45,5	1,9	3,1	10,7	17,7	29,0	2,1	3,4
Summe	102,0	493,5	7,53	2,17	—	—	—	—	—

Secundärstengel No. 1. Internodium 1—10 Wurzelende, 21—30 farblose Spitze.

I	II	III	IV	V
1—8	14,5	37,0	9,4	0,9
9—12	6,0	30,5	9,8	0,8
13, 14	7,0	40,5	10,0	1,6
15	6,5	37,5	8,2	2,5
16	8,0	42,0	7,5	2,9
17	9,0	44,5	6,5	3,2
18	8,5	42,0	5,5	3,5
19, 20	11,0	53,0	3,2	3,9
21—30	16,0	47,0	1,9	3,3
Summe	86,5	374,0	6,56	2,65

Secundärstengel No. 2. Internodium 1—6 Wurzelende, 15—20 farblose Spitze.

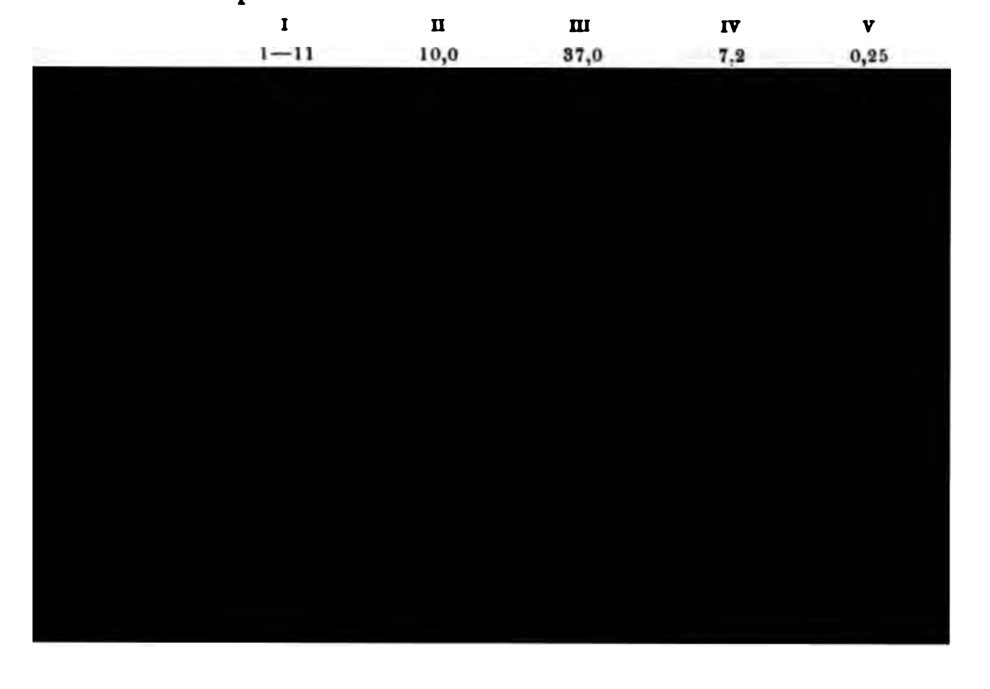
I	II	III	IV	V
1—7	10,0	33,5	8,6	1,1
8, 9	9,0	43,0	9,9	1,8
10	7,0	32,5	8,8	2,4
11	8,0	38,0	6,8	2,9
12	7,5	36,5	4,9	3,7
13, 14	12,5	58,0	3,0	3,9
15—20	14,5	40,5	1,6	3.3
Summe	68,5	282,0	5,94	2,83

Ein Stengel mit einem Secundärstengel, 6 Monate alt. Hau
stengel: Internodium 1—24 Wurzelende, 41—50 farblose Spitze

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—13	10,0	23,0	5,5	0,14	25,4	21,6	0,6	7,4	0,2
14—18	7,5	35,5	8,4	0,15	18,4	45,6	0,9	10,3	0,2
19—21	7,5	42,0	9,9	0,19	17,0	58,2	1,1	11,9	0,2
22, 23	7,5	49,0	11,3	0,15	13,5	83,7	1,1	13,1	0,2
24	5,5	37,0	11,8	0,18	13,0	90,7	1,4	13,6	0,2
25	7,0	47,0	11,6	0,28	12,5	92,8	2,2	13,3	0,3
26	8,0	56,0	11,4	0,5	12,4	92,1	4,0	13,0	0,6
27	9,0	58,5	11,3	0,6	12,5	90,4	4,1	12,9	0,7
28	9,5	61,0	10,7	0,8	11,4	93,8	7,0	12,1	0,9
29	9,0	60,0	10,1	1,0	11,9	84,9	8,4	11,3	1,1
30	7,0	49,5	9,3	1,1	11,8	79,0	9,3	10,5	1,2
31	5,5	40,0	8,4	1,3	11,8	71,2	11,0	9,5	1,5
32	6,5	43,5	8,1	1,6	11,7	69,2	13,7	9,2	1,8
33	6,5	46,5	7,5	1,8	12,4	60,5	14,5	8,6	2,0
34	7,0	50,0	6,7	2,0	12,4	54,0	16,1	7,6	2,3
35	7,0	54,0	6,0	2,2	11,6	50,9	19,8	6,8	2,5
36	8,5	65,5	4,5	2,4	10,0	45,0	24,0	5,0	2,7
37	9,0	70,0	2,9	2,6	10,3	28,1	25,2	3,2	2,9
38	9,5	72,5	1,9	2,7	9,3	20,4	29,0	2,1	3,0
39	8,5	66,5	1,0	2,6	8,0	12,5	32,5	1,1	2,8
40	8,5	57,5	0,3	2,6	8,5	3,5	30,6	0,3	2,8
41	8,5	47,5	0,3	2,3	8,6	3,4	26,7	0,3	2,5
42	9,0	40,0	0,3	2,0	9,2	3,3	21,7	0,3	2,2
43—50	11,0	31,5	0,4	1,2	9,8	4,1	12,2	0,4	1,3
Summe	192,5	1203,5	6,52	1,48	—	—	—	—	—

Secundärstengel: Internodium 1—15 Wurzelende, 29—38 fa
lose Spitze.

I	II	III	IV	V
1—11	10,0	37,0	7,2	0,25



I	II	III	IV	V
Uebertrag	108,0	724,5	—	—
25	8,5	63,5	5,0	2,3
26	10,0	70,5	3,3	2,6
27	10,5	73,0	1,8	2,8
28	10,0	66,0	0,7	2,8
29	8,5	48,0	0,1	2,6
30	8,0	39,0	0,1	2,5
31	8,5	32,0	0,3	2,0
32—38	9,0	21,5	0,3	1,0
Summe	181,0	1138,0	6,74	1,50

Ein Stengel, 7 Monate alt. Internodium 1—21 Wurzelende, 41—51 farblose Spitze, 23 mit Raupenfrass.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—12	9,5	35,0	7,1	0,17	17,9	39,6	1,0	8,6	0,2
13—15	5,0	33,0	9,7	0,17	15,9	61,0	1,1	11,5	0,2
16, 17	6,0	43,0	10,9	0,19	13,2	82,6	1,4	12,5	0,2
18	5,0	37,0	11,8	0,25	12,2	96,7	2,0	13,4	0,3
19	5,5	46,5	11,9	0,35	12,5	95,2	2,8	13,6	0,4
20	6,5	55,5	11,6	0,45	13,2	87,9	3,4	13,4	0,5
21	7,5	59,5	11,3	0,5	13,2	85,6	3,8	13,0	0,6
22	8,5	64,5	10,9	0,5	14,1	77,3	3,5	12,7	0,6
23	8,5	63,0	9,5	0,5	14,5	65,5	3,4	11,1	0,6
24	8,5	61,0	10,6	0,7	13,7	77,3	5,1	12,3	0,8
25	7,0	47,5	10,1	0,8	13,9	72,6	5,7	11,7	0,9
26	5,5	41,0	10,0	1,1	13,7	72,9	8,6	11,6	1,2
27	4,5	34,5	9,5	1,2	13,0	73,1	9,2	10,9	1,4
28	5,0	37,0	9,1	1,4	13,9	65,5	10,1	10,6	1,6
29	5,5	42,5	9,1	1,5	11,9	76,5	12,6	10,3	1,7
30	6,5	50,5	9,1	1,7	11,2	81,2	15,2	10,2	1,9
31	8,0	63,5	8,3	2,0	11,0	75,4	18,2	9,3	2,2
32	8,5	70,0	7,4	2,2	10,0	74,0	22,0	8,2	2,4
33	8,0	72,0	6,9	2,0	9,9	69,7	20,2	7,6	2,2
34	7,5	66,0	6,4	2,0	11,2	57,1	17,9	7,2	2,2
35	7,5	71,5	5,6	2,3	10,9	51,4	21,1	6,3	2,6
36	8,5	82,5	5,2	2,5	9,6	54,2	26,0	5,7	2,8
37	9,0	86,5	4,0	2,8	8,9	44,9	31,4	4,4	3,1
38	8,0	73,0	2,8	3,1	9,2	30,4	33,7	3,1	3,4
39	8,0	66,0	1,8	3,1	8,2	22,0	37,8	2,0	3,4
40	9,0	74,5	1,0	3,2	8,3	12,0	38,5	1,2	3,5
41	10,5	74,5	0,3	3,2	7,8	3,9	41,0	0,3	3,5
42	12,0	67,0	— 0,1	3,1	8,2	0,0	37,8	0,0	3,4
43	13,0	52,5	— 0,4	2,6	8,8	0,0	29,6	0,0	2,9
44—51	14,0	35,5	0,3	2,0	8,6	3,5	23,2	0,3	2,2
Summe	236,0	1706,0	6,62	1,70	—	—	—	—	—

Ein Stengel, 8 Monate alt. Internodium 1—23 Wurzelen
51—59 farblose Spitze, 37 und 39 mit Raupenfrass.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1—13	9,5	29,0	6,3	0,16	18,7	34,2	0,8	7,8	0,2
14—17	5,5	34,0	9,0	0,19	17,1	52,6	1,1	10,9	0,2
18, 19	5,5	40,5	10,4	0,23	13,6	76,4	1,7	12,0	0,3
20	4,0	30,5	10,5	0,32	13,2	79,5	2,4	12,1	0,4
21	6,0	50,5	11,0	0,35	12,6	87,3	2,9	12,6	0,4
22	7,0	61,0	10,6	0,37	13,7	77,4	2,9	12,3	0,4
23	8,5	71,5	10,7	0,39	13,2	81,1	3,0	12,3	0,4
24	8,0	64,5	10,8	0,45	13,2	81,8	3,4	12,4	0,5
25	8,0	67,5	10,3	0,55	14,3	72,0	3,8	11,8	0.6
26	7,5	60,5	10,2	0,6	13,0	78,5	4,6	11,7	0,7
27	6,5	53,0	9,9	0,7	14,0	70,7	5,0	11,5	0,8
28	6,0	56,5	9,8	0,8	14,5	66,2	5,5	11,4	0,9
29	6,5	51,0	9,8	0,9	13,5	72,6	6,7	11,3	1,0
30	6,0	46,0	9,8	1,0	15,3	64,0	6,5	11,4	1,2
31	6,0	49,5	9,8	1,0	12,7	77,2	7,9	11,2	1,2
32	6,5	54,0	9,8	1,1	12,8	76.6	8,6	11,2	1,2
33	7,0	63,0	9,6	1,2	11,5	83,5	10,4	10,9	1,3
34	6,5	58,5	9,3	1,3	11,7	79,5	11,1	10,5	1,4
35	7,5	62,5	9,1	1,4	11,4	79,8	12,3	10,3	1,6
36	6,5	55,0	8,8	1,3	12,2	72,1	10,6	10,0	1,5
37	7,0	56,0	8,3	1,3	14,2	57,7	9,1	9,7	1,5
38	7,5	64,5	8,7	1,5	12,0	72,5	12,5	9,9	1,7
39	9,0	77,0	8,4	1,6	11,7	71,8	13,7	9,5	1,8
40	9,0	77,0	8,7	1,8	10,0	87,0	18,0	9,6	2,0
41	9,0	77,5	8,4	2,0	10,3	81,5	19,4	9,3	2,2
42	10,0	84,5	8,2	2,0	10,4	79,8	19,2	9,1	2,2
43	11,0	92,5	8,0	2,1	10,0	80,0	21,0	8,9	2,3
44	11,5	93,0	7,8	2,2	10,0	78,0	22,0	8,6	2,4
45	12,0	95,5	7,2	2,3	9,6	75,0	23,9	7,9	2,5
46	13,0	94,0	6,2	2,5	10,2	60,8	24,5	6,9	2,8
47	13,5	94,0	5,8	2,6	9,9	58,6	26,3	6,4	2,9



und 23. August (1 und 2). Die zwei letzteren waren überreif. Uebrigens lässt sich von diesen Stengeln noch Folgendes mittheilen:

25. April. Internodium 4, 5 und 6 mit schwerem Raupenfrass, 29—34 farblose Spitze.

29. Mai. Internodium 35—41 farblose Spitze, 5 mit einem Loch von einem Spechte gemacht.

Als Glied 9—20 noch analysirt werden musste, wurde die Untersuchung 10 Tage abgebrochen; während dieser Zeit wurde Glied 9 theilweise, 20 ganz und 19 halb von *Thielaviopsis ethaceticus* inficirt.

23. August. No. 1. Internodium 42—48 farblose Spitze, 7, 9, 11 und 13 mit gesprossten Knospen, 6—27 mit Wurzelbildung. Viele Glieder waren von Raupen angefressen, besonders stark 13, weniger 4, 5, 9, 10, 12, 37 und 38, sehr wenig 2, 3 und 11.

23. August. No. 2. Internodium 1—14 Wurzelende, 58—65 farblose Spitze (diese abgestorben durch Raupenfrass), 58 und 59 mit gesprossten Knospen, 21—39 mit Wurzelbildung, 16, 20, 21 und 37 mit Raupenfrass, 26, 34, 36 und 41 mit kleinen Rissen, 18 mit einem grossen Loche von einem Spechte gemacht.

25. April			
I	III	IV	V
1	91,5	13,7	0,5
2	75,0	13,3	0,5
3	54,5	13,4	0,5
4	67,0	13,1	0,5
5	71,5	11,0	0,7
6	70,5	11,6	0,6
7	74,0	12,1	0,6
8	72,0	13,1	0,6
9	73,5	13,1	0,5
10	67,0	13,0	0,5
11	73,0	13,3	0,8
12	70,5	13,4	0,8
13	71,0	13,1	0,8
14	62,0	13,2	0,9
15	67,5	13,2	0,8
16	64,5	13,4	0,8
17	62,5	13,9	0,9
18	58,5	13,1	0,8
19	56,5	13,2	0,8
20	59,0	12,8	0,9
21	60,5	12,7	1,1
22	59,0	12,3	1,1
23	54,5	12,0	1,2
24	51,0	11,0	1,3
25	47,0	10,2	1,5
26	41,5	6,8	2,1
27	40,0	6,2	2,4
28	35,5	4,0	2,9
29—34	54,5	2,2	3,9
Summe	1805,0	12,00	0,96

29. Mai			
I	III	IV	V
1	141,5	10,6	0,7
2	116,0	11,4	0,7
3	118,0	12,3	0,7
4	123,0	12,7	0,7
5	117,5	12,1	0,5
6	109,0	13,6	0,6
7	102,5	13,0	0,8
8	118,0	14,4	0,6
9	115,0	13,1	0,7
10	120,5	14,4	0,5
11	119,0	15,0	0,5
12	110,5	15,3	0,4
13	96,5	15,6	0,35
14	95,5	16,2	0,4
15	96,0	16,6	0,35
16	87,5	16,2	0,34
17	82,5	16,6	0,32
18	76,5	16,7	0,4
19	70,0	16,4	0,5
20	63,5	15,5	0,45
21	69,5	17,0	0,32
22	64,0	17,0	0,4
23	56,5	16,4	0,4
24	50,0	16,7	0,34
25	49,5	16,1	0,34
26	45,0	15,3	0,35
27	43,5	14,9	0,45
28	35,5	14,5	0,5
29, 30	57,0	12,8	0,5
31, 32	39,0	10,3	0,8
33, 34	33,5	7,4	1,0
35—41	39,5	4,8	0,8
Summe	2661,0	14,67	0,55

23. August, No. 1			
I	III	IV	V
1—3	100,5	11,6	1,9
4	44,5	13,3	1,0
5	44,0	13,9	0,9
6	40,5	13,5	1,3
7	37,5	13,2	1,6
8, 9	62,0	13,6	1,6
10, 11	49,0	12,6	1,6
12, 13	40,0	11,0	1,6
14—16	53,0	12,8	1,6
17—19	68,0	13,1	1,5
20, 21	64,0	14,4	1,4
22, 23	72,0	14,6	1,6
24, 25	52,0	14,1	1,5
26, 27	44,0	14,0	1,4
28—31	81,5	14,8	1,3
32—34	59,5	14,6	1,1
35—38	81,0	13,2	1,3
39—41	36,5	9,4	1,6
42—48	37,5	9,1	1,6
Summe	1067,0	13,15	1,46

23. August, No. 2			
I	III	IV	V
1—10	50,0	6,2	1,4
11—14	176,0	11,4	1,6
15, 16	129,0	14,5	0,6
17, 18	135,5	13,9	0,9
19, 20	129,5	14,3	0,9
21—23	141,5	14,8	0,7
24—26	121,5	14,9	0,9
27—29	101,5	14,3	0,7
30—32	122,5	14,2	0,7
33—35	134,5	13,8	0,9
36—38	139,0	14,1	0,7
39—41	122,5	15,7	0,55
42—44	84,5	16,2	0,20
45—47	96,0	16,6	0,21
48—52	63,0	13,3	0,24
53—65	53,5	11,7	0,27
Summe	1800,0	14,00	0,77

Weiter wurden zwei überreife Zuckerrohrstengel untersucht, von einer Fabrik empfangen im Zustande, wie sie geerntet, also ohne farblose Spitze. Ueber diese beiden Stengel liessen sich noch die folgenden Bemerkungen machen:

No. 1. Internodium 1—5 Wurzelende, 4 und 5 mit *Colletotrichum falcatum*, 10 mit kleinem Riss.

No. 2. Internodium 1—8 Wurzelende, 5, 6 und 29 mit Raupenfrass, 10, 11, 12 und 13 mit Rissen, 7, 8 und 9 innen hohl und roth, während an den Knoten 18/19, 19/20, 22/23, 24/25, 25/26 und 26/27 *Colletotrichum falcatum* eingedrungen war.

1

I	III	IV	V
1—5	305,0	8,6	3,9
6	119,5	12,4	3,5
7	132,5	13,2	3,2
8	136,5	13,5	3,0
9	133,0	13,4	3,2
10	132,0	13,7	3,0
11	122,0	14,4	3,0
12	112,5	14,6	2,7
13	107,0	15,5	2,3
14	99,5	15,6	2,3
15	98,5	15,6	2,3
16	99,0	15,3	2,4
17	95,5	14,8	2,5
18	88,5	15,2	2,7
19	83,5	15,2	2,5
20	81,5	15,5	2,5
21	79,0	15,9	2,3
22	80,0	15,6	2,0
23	67,0	15,1	2,4
24—26	161,0	15,1	2,4
27—29	162,5	15,0	2,5
30—32	131,0	14,3	2,3
33—35	77,5	12,6	2,7
36—38	59,5	12,1	2,7
39—49	189,5	10,5	3,5
Summe	2953,0	13,60	2,84

2

I	III	IV	V
1—6	225,5	9,3	3,5
7	79,5	6,9	3,5
8	108,5	7,8	3,5
9	118,5	10,6	3,9
10	132,5	11,1	4,4
11	134,0	12,5	3,8
12	133,5	11,8	3,5
13	116,5	11,6	4,8
14	123,5	12,5	4,4
15	129,0	12,8	3,9
16	128,0	12,9	4,6
17	131,5	13,3	4,1
18	135,5	12,8	3,9
19	122,0	12,2	4,0
20	117,0	12,5	3,9
21	111,0	12,9	3,7
22	108,5	12,2	3,7
23	98,0	11,6	4,0
24	99,5	12,0	3,9
25	97,5	12,1	3,7
26	85,0	12,1	3,9
27	80,0	11,9	3,8
28	77,5	11,2	3,9
29	66,5	12,1	4,8
30	67,5	12,6	3,9
31—33	132,0	12,9	3,9
34—36	103,0	12,9	3,2
37—39	69,0	12,4	3,0
40—51	128,5	10,6	2,7
Summe	3258,5	11,70	3,95

Endlich wurden noch untersucht fünf Stengel aus einem einzigen Steckling hervorgegangen, wovon No. 1 und 2 schon mehr

als die volle Reife erlangt hatten, No. 3—5 dagegen später hervorgesprosst waren und noch nicht erwachsen waren. An den Internodien dieser Stengel war noch folgendes zu beobachten:

No. 1. Internodium 1—10 Wurzelende, 59—68 farblose Spitze, 8 und 9 mit Riss, 11 mit *Colletotrichum falcatum*, 18, 21, 25, 26 und 28 von Spechten angefressen.

No. 2. Internodium 1—6 Wurzelende, 38—47 farblose Spitze (letztere abgestorben), 37—40 mit gesprossten Knospen, 8 von einem Specht angefressen.

No. 3. Internodium 1—12 Wurzelende, 33—39 farblose Spitze, 11 mit Raupenfrass, 9 innen roth gefärbt.

No. 4. Internodium 1—5 Wurzelende, 22—26 farblose Spitze, 19 mit Raupenfrass.

No. 5. Internodium 1—8 Wurzelende, 15—20 farblose Spitze, 13, 15, 16 und 17 mit Raupenfrass.

Bei No. 2 fehlte der allerunterste Theil des Stengels.

1			
I	III	IV	V
1—7	64,5	8,6	1,2
8—10	129,5	10,7	1,8
11	75,0	10,2	2,7
12	87,0	14,4	1,1
13	93,5	15,0	0,7
14	93,5	14,9	0,7
15	96,0	15,0	0,7
16	98,5	14,7	0,9
17	100,0	14,1	1,7
18	92,5	11,8	1,6
19	93,5	13,1	1,6
20	90,5	13,1	1,6
21	87,0	12,4	1,1
22	79,5	13,2	1,0
23	78,5	13,6	1,2
24	76,5	13,5	1,3
25	78,0	12,8	1,3
26	68,0	12,8	1,1
27	67,5	13,3	1,1
28	58,0	12,6	0,7
29	65,0	15,2	0,8
30	59,0	14,8	0,6
31—33	147,0	12,8	0,9
34—36	191,0	12,3	1,1
37—39	79,0	10,9	1,2
40—44	88,0	10,6	1,1
45—50	108,5	11,0	1,3
51—58	112,0	9,0	2,5
59—68	46,5	6,2	3,3
Summe	2587,0	12,59	1,30

2			
I	III	IV	V
1—4	54,0	10,2	1,9
5—7	139,0	13,5	0,6
8	70,0	13,3	0,6
9	80,5	14,3	0,55
10	87,0	14,2	0,6
11	83,0	14,1	0,8
12	77,0	13,7	1,0
13	69,5	14,4	0,7
14	68,0	14,1	0,7
15	73,5	14,2	0,7
16	72,5	14,4	0,7
17	73,0	14,6	0,6
18	71,0	14,7	0,6
19	68,5	14,5	0,6
20	69,0	14,1	0,6
21, 22	123,5	14,2	0,6
23, 24	106,5	13,9	0,8
25, 26	92,5	13,7	0,9
27—29	82,5	13,0	0,7
30—33	87,5	12,4	0,7
34—37	91,5	12,1	0,8
38—47	47,0	7,2	1,9
Summe	1786,5	13,70	0,82

3			
I	III	IV	V
1—8	149,5	9,6	0,5
9—12	104,5	9,6	0,5
13—15	240,5	13,7	0,6
16	106,0	12,5	0,8
17	114,0	13,4	0,7
18	112,5	14,0	0,9
19	107,5	13,8	0,9
20	99,5	13,1	1,0
21	87,5	12,5	1,1
22	91,0	11,8	1,2
23	87,5	10,8	1,2
24	96,0	10,4	1,3
25	89,0	9,4	1,3
26	92,5	7,0	1,5
27, 28	149,5	4,0	2,0
29, 30	91,5	2,5	2,3
31—39	104,5	2,2	2,0
Summe	1923,0	9,80	1,10

4			
1	III	IV	V
1—5	96,5	9,9	0,7
6—8	92,0	10,3	0,8
9	64,0	10,9	1,0
10	83,5	11,6	1,1
11	90,5	11,6	1,4
12	97,0	11,0	1,6
13	104,0	10,4	1,8
14	111,5	9,8	2,1
15	105,0	9,0	2,4
16	96,0	8,0	2,7
17	93,0	7,5	3,0
18	77,5	6,1	3,2
19	56,5	3,6	2,7
20, 21	97,5	2,2	3,9
22—26	53,5	0,7	3,5
Summe	1318,0	8,50	2,10

5			
I	III	IV	V
1—8	60,0	9,6	1,6
9	32,0	9,8	1,7
10	36,5	9,2	1,6
11—14	46,5	6,0	1,5
15—20	40,5	1,9	1,9
Summe	215,5	7,34	1,65

Utrecht, October 1897.

Figuren-Erklärung.

Tafel VIII.

In Fig. 1, 3 und 5 ist in Kurven angegeben der Saccharose- und Glukosegehalt der verschiedenen Internodien von Zuckerrohrstengeln verschiedenen Alters, ausgedrückt in Procenten des Internodiumgewichtes.

Die Kurven der Fig. 2 und 4 sind in ähnlicher Weise erhalten, nur ist hier Saccharose und Glukose angegeben in Procenten einer Zahl, welche man erhält, wenn man von der Trockensubstanz der Internodien den Saccharose- und Glukosegehalt abzieht.

Die betreffenden Saccharose- und Glukosezahlen sind als Ordinate aufgetragen worden auf einer Abscissenachse, auf der die zugehörigen Internodiengewichte angegeben sind, wobei der Nullpunkt zusammenfällt mit der Basis des Stengels.

Die Saccharosekurven sind überall gezogen, die Glukosekurven gestrichelt angegeben. Saccharose- und Glukosekurven, welche in einer Figur mit derselben Bedornung angedeutet sind, gehören zum selben Rohrstengel.

Fig. 1. Rohrstengel verschiedenen Alters aus der Anpflanzung 1 der Zuckerfabrik A (vergl. den Text p. 307—311).

Pflanze I: Stengel im Alter von 4 Monaten,
„ II: „ „ „ „ 5 „
„ III: „ „ „ „ 6 „
„ IV: „ „ „ „ 7 „

Fig. 2. Derselbe Stengel der Fig. 1, nur sind Saccharose und Glukose in der oben angegebenen Weise in Procenten der Fasersubstanz umgerechnet.

Pflanze I: Stengel im Alter von 4 Monaten,
„ II: „ „ „ „ 5 „
„ III: „ „ „ „ 6 „
„ IV: „ „ „ „ 7 „

Fig. 3. Rohrstengel verschiedenen Alters aus der Anpflanzung 2 der Zuckerfabrik A (vergl. den Text p. 312—314).

Pflanze I: Stengel im Alter von 6 Monaten,
„ II: „ „ „ „ 7 „
„ III: „ „ „ „ 8 „
„ IV: „ „ „ „ 9 „

Fig. 4. Derselbe Stengel, der in Fig. 3 angegeben, in der Art der Fig. 2.

Pflanze I: Stengel im Alter von 6 Monaten,
„ II: „ „ „ „ 7 „
„ III: „ „ „ „ 8 „
„ IV: „ „ „ „ 9 „

Fig. 5. Reife und fast reife Zuckerrohrstengel (vergl. den Text p. 315—317).

Pflanze I: Stengel vom 23. Mai,
„ II: „ „ 30. Juni,
„ IV: „ „ 6. Juli.

Fig. 6. Theile von Zuckerrohrstengeln, welche in Folge von Umhüllung mit feuchter Erde an einigen Internodien Wurzel gebildet hatten (vergl. den Text p. 319 bis 320). Die Nummern der Internodien sind bei den Kurven angegeben worden.

Pflanze I: Stengel A, Wurzelentwickelung an Internodium 6 und 7.
„ II: „ B, „ „ „ 6 „ 7.
„ IV: „ C, „ „ „ 5 „ 6.

Beiträge zur Kenntniss der nyctitropischen Bewegungen.

Von

Ludwig Jost.

Mit 2 Zinkographien.

Es ist nun fast ein Vierteljahrhundert verflossen, seitdem W. Pfeffer's Werk „Die periodischen Bewegungen der Blattorgane" erschien, in welchem der Nachweis erbracht wurde, dass die täglichen periodischen Bewegungen durch paratonische Wirkung von Licht- und Temperaturschwankungen und deren Nachwirkung zu Stande kommen. Auch heute noch werden die nyctitropischen Bewegungen, dank der genannten Arbeit Pfeffer's, als eines der best durchgearbeiteten Gebiete der Physiologie gelten. Dass aber trotzdem auch hier manche neue Frage gestellt werden muss und manche alte Frage mit neuen Gesichtspunkten behandelt zu werden verdient, das zeigen Arbeiten aus der jüngsten Zeit von Oltmanns (I)[1]) und Schwendener (I). Auch mir gelang es (I, II), bei Untersuchungen über periodische Bewegungen der Mimose im Dunkeln, auf einige bis dahin unbekannt gebliebene Erscheinungen aufmerksam zu machen. Ja bei der weiteren Verfolgung der Sache drängten sich immer neue Fragen auf, die mich schliesslich zu der Ueberzeugung führten, dass einige Punkte in der Lehre von den nyctitropischen Bewegungen eine Neubearbeitung auf breiterer Basis verdienten. Während der Arbeit kam mir aber immer deutlicher zum Bewusstsein, dass die mir zur Verfügung stehenden experimentellen Mittel nicht ausreichten, um die Fragen soweit zu lösen, als es gegenwärtig überhaupt möglich wäre. Vor allen Dingen machte sich mir der Mangel an einem grösseren Raum mit

---

1) Vergl. das Literaturverzeichniss am Schlusse dieser Abhandlung.

einigermaassen constanten Temperaturen empfindlich bemerkbar. Da die Herstellung eines solchen nicht ohne grössere bauliche Veränderungen im Institut möglich wäre, musste ich mich mit primitiven Hilfsmitteln begnügen. In zweiter Linie fehlte mir elektrisches Licht; da auch dieses in den nächsten Jahren der Universität nicht zur Verfügung stehen wird, und da noch manche andere Schwierigkeiten sich einstellten, brach ich schliesslich meine Untersuchungen ganz ab und übergebe die nachfolgenden Bruchstücke der Oeffentlichkeit in der Hoffnung, sie möchten wenigstens wirkliche „Beiträge zur Kenntniss" der nyctitropischen Bewegungen enthalten, wenn sie auch bei weitem nicht alle die gestellten Fragen beantworten können.

I. Das Oeffnen und Schliessen einiger Blüthen.

1. *Tulipa.*

In meiner Arbeit II war gezeigt worden, dass *Mimosa* auf Temperaturänderung anders reagirt als die Blüthen, indem nach Steigerung der Temperatur ein Schliessen und nicht ein Oeffnen erfolgt. Es war dann die Frage aufgeworfen worden, ob nicht vielleicht auch Blüthen existiren, die durch Steigerung der Temperatur in die Nachtstellung übergehen und es wurde in dieser Beziehung auf eine auffallende Beobachtung Pfeffer's hingewiesen, wonach gewisse Blüthen oberhalb eines bestimmten Temperaturgrades auf weitere Steigerung der Temperatur eine Schliessbewegung ausführen. So zeigte Pfeffer (I, p. 190 u. f.) dass *Crocus*, welcher bei Zimmerwärme auf eine geringe Temperatursteigerung mit einer Oeffnungsbewegung antwortet, oberhalb von 27—29° C auf weitere Temperatursteigerung die umgekehrte Bewegung ausführt; ferner konnte für die weniger empfindliche Duc van Toll-Tulpe 30° C. als Wendepunkt festgestellt werden. Die Schliessbewegung wurde in beiden Fällen fortgesetzt, gleichgiltig ob die Temperatursteigerung bis 40° C. getrieben, oder ob nach Erreichung von 33—35° C. für langsame Abkühlung gesorgt wurde. Vielfach, zumal bei der Tulpe, wurde die Schliessbewegung nicht bis zum völligen Schluss fortgeführt. — In diesen Beobachtungen schien ein Analogon für den „Lichtschluss" nachgewiesen zu sein, auf den schon Pfeffer (I) hingewiesen hatte und den Oltmanns (I) neuerdings ausführlicher studirt hat.

Aus Gründen, deren Anführung kein Interesse bietet, lag mir daran, den Umkehrpunkt der Temperatur bei den genannten Blüthen mit möglichster Genauigkeit festzustellen; die Resultate, die sich dabei ergaben, waren durchaus unerwartete. Da es zumal nach Oltmanns' Erfahrungen nicht unwahrscheinlich erschien, dass auch niedrigere Temperaturen, als die von Pfeffer gefundenen, bei längerer Dauer die Schliessbewegungen induciren könnten, wurden Versuche mit langsam steigenden Temperaturen bald verlassen und meist mit constanten Temperaturen experimentirt; die Pflanzen kamen also aus einer constanten, niederen Temperatur sofort in eine ebenfalls constante, in den einzelnen Versuchen verschieden hohe Temperatur. Für niedere Temperaturen diente ein Kellerraum, dessen Temperatur im Verlauf mehrerer Tage keine nennenswerthen Schwankungen aufwies; für höhere Temperatur wurde ein Thermostat mit dem üblichen Regulator verwendet, der wenigstens in den Morgen- und ersten Nachmittagsstunden Schwankungen höchstens innerhalb eines halben Grades zuliess. Solche geringe Schwankungen sind aber für die Tulpe ohne Bedeutung, während sie die Bewegungen von *Crocus* allerdings beeinflussen können[1]. Es wurde deshalb fast ausschliesslich mit *Tulipa* „Duc van Toll“ operirt. Wurden die Versuche längere Zeit fortgesetzt, so konnte die im Apparat am Abend mit der Gasdrucksteigerung eintretende nicht ganz geringe Temperaturzunahme oder der nach Mitternacht aus entsprechenden Gründen eintretende Temperaturabfall merkliche Bewegungen vielleicht auch bei der Tulpe bewirken. Leider stand mir ein Gasdruckregulator nicht zur Verfügung. Da aber das wichtigste Resultat der Versuche schon in der zweiten Stunde einzutreten pflegte und die Versuche in den Morgenstunden begonnen wurden, so sind diese mangelhaften Versuchsbedingungen ohne Bedeutung. — Sämmtliche Versuche wurden im Dunkeln ausgeführt, nur während der Beobachtung wurde auf kurze Zeit beleuchtet; bei der geringen Lichtempfindlichkeit der Tulpe[2] kann diese Beleuchtung keinen Einfluss auf die Bewegungen gehabt haben. Zu den Versuchen wurden gewöhnlich abgeschnittene Blüthen genommen, an welchen ausser dem Stiel nur ein äusseres und ein inneres Perigonblatt erhalten blieben; es wurde aber durch besondere Beobachtungen festgestellt, dass die organisch mit der Gesammt-

1) Vergl. Pfeffer, I, p. 183 u. 184.

2) Vergl. Pfeffer, I, p. 202.

pflanze verbundene Blüthe nicht anders reagirt, wie die abgeschnittene und verstümmelte. Hinter jeder Blüthe war ein Winkelmesser so aufgestellt, dass die Spitzen der Perigonblätter der geschlossenen Blüthe ungefähr auf Null standen; steigende Ziffern zeigen also in den Winkelablesungen ein Oeffnen der Blüthe an. Da gewöhnliche Gradmesser benutzt wurden, so können, wie seiner Zeit bei Pfeffer, die folgenden Winkelangaben kein genaues Maass für die Oeffnungsweite der Blüthe geben, sie sollen nur dazu dienen, den Beginn der rückgängigen Bewegung festzustellen.

Versuch 1. Eine Duc van Toll-Blüthe wird die Nacht über in 8,5° C. gehalten und kommt am nächsten Morgen 10 h 20 in 28° C.

Zeit nach Beginn des Versuches	7'	10'	20'	40'	1 h 20'
Stellung des äusseren Perigons	0	20	100	120	**125**
„ „ inneren „	— 5	+ 10	28	48	**70**

Zeit nach Beginn des Versuches	1 h 55'	2 h 25'	4 h 40'	7 h 40'	9 h 40'	24 h
Stellung des äusseren Perigons	**125**	115	100	88	85	80
„ „ inneren „	55	50	43	38	32	25

Versuch 2. Zwei Blüthen werden, nachdem sie 48 Stunden im Dunkeln bei 10° C. verweilt hatten, Vormittags 9 h 20 in 20° C. gebracht.

Zeit nach Beginn des Versuches		5'	17'	35'	50'	1 h 5'
Blüthe 1	äusseres Perigon	— 5	+ 15	55	65	73
	inneres „	0	3	40	55	70
Blüthe 2	äusseres Perigon	— 5	+ 5	23	27	28
	inneres „	— 5	— 5	+ 5	5	**6**

Zeit nach Beginn des Versuches		1 h 22'	1 h 55'	2 h 10'	2 h 30'	2 h 45'	12 h
Blüthe 1	äusseres Perigon	**76**	68	66	62	60	47
	inneres „	**77**	72	70	65	62	37
Blüthe 2	äusseres Perigon	**30**	25	26	26	28	18
	inneres „	3	0	0	0	1	— 3

Hierzu ist noch zu bemerken, dass Blüthe 1 erwachsen und schon einmal geöffnet war, Blüthe 2 dagegen eine noch nie geöffnete grosse Knospe.

Versuch 3. Die Blüthe dieses Versuches kam aus 11° C. in 18,5° C. und zeigte nach 1 Stunde 40 Min. einen energischen Rückgang.

Die Anführung weiterer Versuche wäre zwecklos. Aus allen geht übereinstimmend hervor, dass nach jeder durch Temperatursteigerung hervorgerufenen Oeffnungsbewegung der Tulpe bei fernerhin constanter Temperatur etwa im Laufe der zweiten Stunde eine rückgängige Bewegung beginnt, die Stunden lang fortdauert, aber meistens nicht zum völligen Schluss führt. Bei möglichst constanter Temperatur wird schliesslich nach mehreren, etwa 12 Stunden eine Lage erreicht, um welche Schwankungen von wenigen Winkelgraden ausgeführt werden; ausser dem einmaligen Hin- und Hergang konnten aber keine weiteren regelmässigen periodischen Schwingungen bemerkt werden, so dass also Nachwirkungserscheinungen jedenfalls nicht in nennenswerthem Maasse auftreten[1]). Es muss aber noch besonders hervorgehoben werden, dass nach jedem Versuch durch Abkühlung und abermalige Erwärmung die gute Reactionsfähigkeit der Blüthen constatirt wurde.

Das Verhalten der Tulpen in den obigen Versuchen entspricht dem in der freien Natur zu beobachtenden aus mehreren Gründen nicht. In der Natur dauert die Oeffnungsbewegung gewöhnlich viele Stunden und das Schliessen wird meistens erst bei Beginn einer Abkühlung eintreten; immerhin habe ich mich aber überzeugt, dass an wolkenlosen Frühjahrstagen ein gewisser Rückgang der Oeffnungsbewegung schon um die Mittagszeit eintreten kann, während die Lufttemperatur noch zunimmt. — Will man den Unterschied zwischen dem Verhalten der Tulpe im Experiment und in der Natur erklären, so wird man neben der eventuellen Mitwirkung des Lichtes, auf welche wir nachher noch zurückkommen, vor allen Dingen an die Art der Temperatursteigerung zu denken haben. In der Natur erfolgt sie gewöhnlich mit grosser Langsamkeit, in unseren bisherigen Experimenten dagegen plötzlich. Es war also zu untersuchen, wie eine neue Temperatursteigerung auf eine schon geöffnete Tulpe einwirkt und wie die Oeffnungsbewegung bei andauernder Temperatursteigerung ausfällt. Als Beispiele für solche Experimente seien die Versuche 4 und 5 hier angeführt.

Versuch 4. Zwei Blüthen mit je einem Perigonblatt wurden 12 h 30′ aus 11° C. in 18,5° C. gebracht, in dieser constanten Temperatur wurde dann die rückläufige Bewegung abgewartet,

1) Hofmeister (I, p. 516) giebt solche für die Gartentulpe an, allerdings ohne nähere Details mitzutheilen.

Tageszeit		12h 40'	1h	2h 15'	2h 50'	3h 15'	3h 40'
Stellung der Blätter	der Blüthe 1 .	10	22	70	69	67	60
	der Blüthe 2 .	10	20	80	73	70	67

sodann kamen die Blüthen 3 h 45' in einen anderen Thermostaten und wurden bei 25° C. (constante Temperatur) vor dem Winkelmesser neu aufgestellt (durch die Neuaufstellung erklärt sich die Differenz zwischen den Beobachtungen 3 h 40' und 3 h 45').

Tageszeit . . .	3h 45'	4h	4h 20'	5h 5'	5h 35'	6h	6h 15'	9h
Blüthe 1 . . .	50	51	53	54	55	55	52	38
Blüthe 2 . . .	70	72	65	56	55	55	50	40

Der Versuch zeigt, dass die Blüthen auch während des Rückganges der Bewegung für einen neuen Temperaturreiz empfänglich sind; derselbe bewirkt, wie der erste, nach der Oeffnungsbewegung abermals Schliessen.

Versuch 5. Blüthe mit einem Blumenblatt, 9 h 30' aus 12° in 14° C., dann Steigerung der Temperatur theils allmählich, theils plötzlich.

Tageszeit .	9h 30'	11h 30'	12h	12h 30'	1h	2h 15'	2h 50'	3h 15'	5h	6h
Temperatur	14°	steigt langsam		17°	22°	23,5°	27°	29,5°	32,5°	36°
Stellung der Blüthe	6	33	40	35	60	50	50	65	45	40

Versuch 6. Zwei schon mehrfach geöffnete und nicht mehr völlig sich schliessende Blüthen werden, nachdem sie die Nacht über bei 12° C. verweilt hatten, Morgens $9^1/_2$ Uhr erwärmt.

Tageszeit		9h 30'	10h	10h 45'	11h 10'	11h 40'	12h
Temperatur		12°	13°	15°	15,4°	17°	18,5°
Blüthe 1	äusseres Perigon	25	25	42	50	58	78
	inneres "	12	12	22	30	40	50
Blüthe 2	äusseres Perigon	3	5	23	35	45	68
	inneres "	20	20	30	35	43	53

Tageszeit		12h 30'	1h	2h 10'	2h 50'	3h 15'	6h
Temperatur		19°	20,8°	26,8°	28,2°	29°	36°
Blüthe 1	äusseres Perigon	84	80	117	115	103	88
	inneres "	58	63	65	65	63	50
Blüthe 2	äusseres Perigon	78	75	100	100	100	75
	inneres "	58	60	75	75	70	60

Von besonderer Wichtigkeit ist in diesen Versuchen die Constatirung der Thatsache, dass dauernde Temperaturzunahme die Blüthe in Versuch 5 mindestens $2^1/_2$ Stunden und in Versuch 6

wenigstens die inneren Perigonblätter 5 Stunden lang zur Oeffnungsbewegung veranlasst, während bei allen Versuchen mit plötzlicher Steigerung und weiterhin constanter Temperatur schon nach $1\frac{1}{2}$ Stunden die maximale Oeffnung erreicht war. Wenn man bedenkt, dass auch fernerhin eine (freilich energischere) Temperatursteigerung selbst nach eingetretener rückläufiger Bewegung wieder von Neuem im Sinne einer Oeffnung wirkt, so kommt man zur Ueberzeugung, dass die allmähliche Temperatursteigerung immer wieder von Neuem sich geltend macht, einen andauernden Reiz ausübt. Man kann also einen bestimmten Temperaturgang herstellen, bei welchem die Oeffnungsbewegung Stunden lang andauert, indem sie immer von Neuem die rückläufige Bewegung überwindet. Unsere Versuche zeigen aber auch ganz deutlich, dass man ein solches Verhalten nicht erzielen kann, wenn die Temperatur in gleichen Zeiten um die gleiche Anzahl von Graden gesteigert wird, dass vielmehr bei niedriger Temperatur eine geringe Zunahme ausreicht, während bei höherer eine stärkere Steigerung nöthig ist. Es wird keinerlei experimentelle Schwierigkeiten bereiten, für die einzelnen Temperaturen die Reizschwellen festzustellen, doch lag eine solche Untersuchung, die übrigens nach manchen Richtungen hin von Interesse wäre, einstweilen nicht in meiner Absicht. So muss ich es auch dahingestellt sein lassen, ob wirklich, wie Pfeffer seiner Zeit annahm, schliesslich eine Temperatur erreicht wird, oberhalb welcher jede Steigerung ohne Erfolg ist.

Gelegentliche Versuche mit einigen anderen Sorten und Arten von *Tulipa* haben gezeigt, dass von den untersuchten die Duc van Toll bei Weitem am empfindlichsten für Temperaturschwankungen ist. Auch Beobachtungen im Freien zeigen dies schon; denn manche Tulpen öffnen sich nicht mit der allmählich steigenden Lufttemperatur, sondern erst wenn sie kräftig von der Sonne beschienen werden. Ob hierbei nur die Erwärmung oder auch das Licht mitspielt, bleibt zu untersuchen. Ein solcher directer Lichteinfluss kann ja überhaupt, wie schon bemerkt, von Bedeutung für die Oeffnung der Tulpenblüthe sein, und es wäre vor allen Dingen möglich, dass das Licht die nach Erwärmung eintretende rückläufige Bewegung hemme. Versuche, welche zur Prüfung dieser Frage ausgeführt wurden, ergaben jedenfalls keinen Anhalt für die Richtigkeit einer solchen Vermuthung. Die Verwendung directen Sonnenlichtes ist natürlich wegen der Erwärmung durch Strahlung ausgeschlossen. Auch bei Erleuchtung mit Auerlicht, das durch

eine Wassercuvette durchscheint, ist Erwärmung durch Strahlung nicht ausgeschlossen, sie wird aber in kurzer Zeit zu einer nicht mehr weiter veränderlichen Temperatur der Tulpenblüthen führen. Bei Versuchen, die so mit zwei Blüthen ausgeführt wurden, ergab sich nach einem Uebergang aus 11° C. (dunkel) in 18,5° C. (hell) nach 1 $^{3}/_{4}$ Stunden eine rückgängige Bewegung. Ganz ähnliche Resultate wurden auch im diffusen Licht eines Nordzimmers erhalten, wobei freilich für Constanz der Beleuchtung keine Garantie geboten war.

Nun war die Frage zu entscheiden, ob die gleiche rückläufige Bewegung nach Erwärmung auch bei anderen Blüthen zu finden sei und es wurde ein Versuch mit *Crocus* ausgeführt, bei welcher Pflanze schon Pfeffer diese Schliessbewegung nach Ueberschreitung von ca. 28° C. constatirt hatte. Eine Blüthe wurde, nachdem sie in 10° C. etwas geöffnet war, in 21° C. gebracht. Dort trat ein äusserst lebhaftes Aufgehen ein, das bald zur völligen Einrollung der Perigonblätter führte. Nach zweistündigem Verweilen in dieser Temperatur war ein Zustand erreicht, der für einige Zeit stationär blieb; nach 4 Stunden aber war ein energischer Rückgang zu notiren, nach 9 Stunden ist die Blüthe nur noch soweit geöffnet, wie beim Beginn des Versuches, nach 24 Stunden ist sie völlig geschlossen. Der Versuch beweist, dass auch bei *Crocus* weit unterhalb der von Pfeffer angegebenen Temperatur eine Schliessbewegung erfolgt, er zeigt aber weiter, dass in dem concreten Fall bei *Crocus* die Schliessbewegung erheblich langsamer eintritt als bei unserer Tulpe. Wir werden später sehen, dass wahrscheinlich *Crocus* immer die rückläufige Bewegung später antritt als *Tulipa*.

Tulipa und *Crocus* bilden, wie bekannt, einen besonderen Typus unter den bewegungsfähigen Blüthen: sie sind, wie Pfeffer zeigte, jederzeit paratonisch empfänglich. Sie sollen nun, ehe wir uns mit einem anderen Blüthentypus beschäftigen, noch in anderer Weise untersucht werden.

Es handelt sich jetzt darum, den Vorgang der rückläufigen Bewegung der Tulpe durch Untersuchung des Wachsthums der antagonistischen Seiten des Perigons aufzuklären. Dazu konnten nur mikrometrische Messungen führen, die durchaus nach Pfeffer's Vorbild an abgeschnittenen Blüthen mit nur je einem Perigonblatt [...]n gewöhnlichen Mikroskop unter Benutzung von Objectiv aa und [...]ularschraubenmikrometer von Zeiss ausgeführt wurden. Bei

dieser Combination entspricht das Intervall zwischen zwei Theilstrichen = 0,002 mm.

Unter den Fehlerquellen bei solchen Messungen spielen die Fehler der Mikrometerschraube gar keine Rolle; von Bedeutung ist nur die richtige Orientirung des Objects senkrecht zur Tubusachse, der Krümmungsradius der gemessenen Strecke, und vor allen Dingen die Wahl der Messmarken. Da nun die Messmarken individuell höchst verschieden ausfallen, schwankt auch die Genauigkeit der Messung ganz ausserordentlich. Unter diesen Umständen hat es keinen Werth, Angaben über den mittleren oder den wahrscheinlichen Messfehler bei einer einzelnen Blüthe zu machen. Es genügt anzugeben, dass aufeinanderfolgende Messungen niemals grössere Abweichungen als 5 Strich (als seltenes Maximum) ergaben und dass die Abweichungen noch sehr viel grösser hätten sein können, ohne das Hauptresultat irgend wie zu stören. Wenn auch im Princip eine Strecke von etwa 1 mm d. h. 500 Strich gemessen werden sollte, so wurde doch in der Praxis der Hauptwerth auf leicht kenntliche Marken gelegt und lieber eine kleinere oder grössere Strecke mit guten, als die beabsichtigte Länge mit schlechten Marken gemessen. Die Blüthen standen (bei erhöhter Temperatur) im Thermostaten und wurden für die einzelnen Messungen herausgenommen. Die Messungen wurden in einem Raum vorgenommen, der nach Möglichkeit auf der Temperatur des Thermostaten gehalten wurde. Leider lassen sich aber die über 5 m hohen, mit riesigen und sehr wenig winddichten Fenstern versehenen Räume des hiesigen Instituts nur bei fortwährender Controle auf constanter Temperatur erhalten. So kam es, dass oft gerade während der Messungen die Temperatur nicht die wünschenswerthe Constanz einhielt. Ich erwähne dies, weil vielleicht durch solche geringe Temperaturschwankungen die Zuwachse in der dritten bis fünften Stunde nach Beginn des Versuches mitbedingt sein können.

Bei der folgenden Messung I kamen 3 Blüthen (Duc van Toll) Nachmittags in die constante Temperatur von 11° C., woselbst sie 5½ Uhr Abends gemessen wurden; nachdem sie auch noch am nächsten Morgen 9h 15′ und 12h 05′ gemessen waren, kamen sie 12h 40′ in 18° C., daselbst wurden in stündlichen Intervallen Messungen ausgeführt. — Die Zeitangaben beziehen sich auf das erste Exemplar; das zweite wurde jeweils 5, das dritte 10 Minuten später gemessen.

Messung I.

		11° C.			18° C.			
		26. März	27. März					
		5h 30′	9h 15′	12h 5′	1h 40′	2h 40′	3h 40′	5h 40′
Blüthe 1	aussen	433	442	445	445	478	487	491
	innen	485	508	514	549	552	571	572
Blüthe 2	aussen	392	400	400	406	425	425	435
	innen	462	481	482	503	503	506	509
Blüthe 3	aussen	355	368	372	379	399	400	—
	innen	458	480	480	521	521	532	—

Aus diesen Zahlen lässt sich dann zunächst der Zuwachs feststellen und dieser kann durch entsprechende Rechnung auf eine Stunde und in Procenten berechnet werden.

Zuwachs pro Stunde in Procenten:

		5½h Abends bis 9h Morgens	9h Morgens bis 12h Mittags	12h 40′ bis 1h 40′	1h 40′ bis 2h 40′	2h 40′ bis 3h 40′	3h 40′ bis 5h 40′
Blüthe 1	aussen	0,129	0,226	0,000	7,41	1,88	0,41
	innen	0,300	0,394	6,81	0,55	3,44	0,09
Blüthe 2	aussen	0,127	0,000	1,50	4,68	0,00	1,18
	innen	0,257	0,069	3,94	0,00	0,60	0,29
Blüthe 3	aussen	0,229	0,362	1,80	5,28	2,51	—
	innen	0,300	0,000	8,54	0,00	2,11	—

Die Messungen zeigen mit der grössten Deutlichkeit, wie auf das geringe, der niederen Temperatur entsprechende Wachsthum, in der ersten Stunde nach der Erwärmung auf der Innenseite der Perigonblätter ein rapider Zuwachs erfolgt, während in der zweiten Stunde das Wachsthum der Innenseite wieder stark nachlässt und dafür die Aussenseite um so kräftiger mit Wachsthum einsetzt, worin eben die Ursache der rückläufigen Bewegung liegt. Addirt man nach dem Vorgang Pfeffer's das procentische Wachsthum der Innenseite zu dem der Aussenseite und dividirt dann durch 2, so erhält man das Wachsthum der Mittelzone, als Ausdruck für das Gesammtwachsthum des krümmungsfähigen Theiles des Perigons.

Zuwachs der Mittelzone in Procenten pro Stunde.

	In t = 11° C.		Nach Erwärmung auf 18° C.			
	5h 30′—9h	9h—12h	1. Stunde	2. Stunde	3. Stunde	4. u. 5. Stunde
Blüthe 1	0,21	0,31	3,40	3,98	2,66	0,25
Blüthe 2	0,19	0,03	2,72	2,34	0,30	0,73
Blüthe 3	0,26	0,18	5,17	2,64	2,31	—

Diese Berechnung ergiebt in höchst frappanter Weise die Thatsache, dass das Wachsthum der Mittelzone unmittelbar nach der Erwärmung ganz ausserordentlich gesteigert wird, um meist schon in der zweiten, noch auffallender in den folgenden Stunden sehr stark herabzusinken. Damit ist also eine Wachsthumsbeschleunigung durch den Act der Temperatursteigerung nachgewiesen, wie sie Pfeffer bei seinen Messungen nicht gefunden hatte, während er eine solche bei Temperaturabfall constatiren konnte. p. 123 der „period. Bewegungen" steht diesbezüglich das Folgende: „Bei einer Erhöhung der Temperatur (unterhalb des Optimums) nimmt die innere Hälfte der Bewegungszone schneller als die äussere Hälfte die Wachsthumsschnelligkeit an, welche der constanten höheren Temperatur entspricht und deshalb erfolgt Oeffnungsbewegung. Dahingegen bewirkt Temperaturabfall eine plötzliche, vorübergehende Wachsthumsbeschleunigung, welche auf der Aussenseite der Bewegungszone schneller und ausgiebiger ist und demgemäss Schliessungsbewegung hervorruft. Im letzteren Falle erfährt die .... Mittelzone ein beschleunigtes Wachsthum, im ersteren Falle ist aber die Wachsthumsgeschwindigkeit der Mittelzone während des Oeffnens nicht ansehnlicher als fernerhin bei constant gehaltener höherer Temperatur."

Wenn das von uns gefundene Resultat bei der Tulpe generelle Bedeutung haben sollte, dann würden im Gegensatz zu Pfeffer's Befunden, Temperatursteigerung und Temperaturabfall insofern principiell gleiche Folgen haben, als beide einen Reiz ausüben, der eine Wachsthumssteigerung über das der constanten Temperatur entsprechende Maass hervorruft. Es handelt sich also zunächst darum, noch einige weitere Messungen anzuführen.

Messung II. Die verwendeten Tulpen waren die Nacht über in 11° C. und kamen am folgenden Vormittag 9h 40′ in 16° C., letztere Temperatur stieg während des Tages auf 18° C.

		9h 40′	10h 40′	11h 35′	12h 25′	2h
Blüthe 1	aussen	591	591	598	598	599
	innen	540	565	564	566	570
Blüthe 2	aussen	384	388	398	408	409
	innen	470	497	505	505	508
Blüthe 3	aussen	502	508	522	535	532
	innen	447	472	480	480	480
Blüthe 4	aussen	429	432	439	453	459
	innen	388	413	417	419	420

Schon wenn man ohne Rücksicht auf die Anfangsgrösse der gemessenen Strecke nur die absoluten (nicht die procentischen) Zuwachse in's Auge fasst, so zeigt sich ein im Wesentlichen gleiches Resultat wie bei Messung I; vor allen Dingen also eine Wachsthumsbeschleunigung in der ersten Stunde nach der Wärmewirkung; es herrscht allgemein zwischen 9h 40′ und 10h 40′ ein sehr viel stärkeres Wachsthum als zwischen 12h 25′ und 2h. Um einen genaueren Ueberblick über die Verhältnisse zu bekommen, wurden auch hier zuerst die procentischen Zuwachse pro Stunde berechnet und daraus dann das Wachsthum der Mittelzone bestimmt:

Zuwachs pro Stunde in Procenten.

		9h 40′ bis 10h 40′	10h 40′ bis 11h 35′	11h 35′ bis 12h 25′	12h 25′ bis 2h
Blüthe 1	aussen	0,00	1,29	0,00	0,10
	innen	4,63	— 0,19	0,43	0,45
Blüthe 2	aussen	1,04	2,81	3,02	0,15
	innen	5,74	1,75	0,00	0,37
Blüthe 3	aussen	1,20	3,00	2,99	— 0,35
	innen	5,59	1,85	0,00	0,00
Blüthe 4	aussen	0,70	1,77	3,83	0,83
	innen	6,44	1,05	0,58	0,15

Zuwachs der Mittelzone.

	9h 40′ bis 10h 40′	10h 40′ bis 11h 35′	11h 35′ bis 12h 25′	12h 25′ bis 2h
Blüthe 1 . . .	2,31	0,55	0,21	0,27
Blüthe 2 . . .	3,39	2,28	1,51	0,26
Blüthe 3 . . .	3,39	2,42	1,49	— 0,17
Blüthe 4 . . .	3,57	1,41	2,20	0,49

Aus diesen Tabellen ergiebt sich ein der Messung I völlig entsprechendes Resultat, vor Allem also die Wachsthumsbeschleunigung nach der Erwärmung; als Unterschied mag die mehr allmählich eintretende Gegenreaction der Aussenseite hervorgehoben werden, deren Wachsthum vielfach erst in der dritten Stunde sein Maximum erreicht.

Auf die Mittheilung weiterer an der Tulpe ausgeführter Messungen kann ich verzichten, da dieselben nichts Neues bringen würden. An *Crocus* habe ich wegen seiner grossen Empfindlichkeit keine Messungen ausführen wollen, doch scheint mir schon aus Messungen Pfeffer's hervorzugehen, dass sich diese Pflanze nicht

wesentlich anders verhält wie die Duc van Toll-Tulpe. In Tabelle XIIIb, p. 127 der „Periodischen Bewegungen" theilt Pfeffer die Resultate seiner Messungen an *Crocus* mit. Die daselbst angeführten Blüthen 3 und 4 kommen für uns nicht in Betracht, da sie nur 2—3 Stunden lang beobachtet wurden, in dieser Zeit aber hat, wie wir sahen, die rückläufige Bewegung bei *Crocus* kaum begonnen, eine eventuelle Verringerung des Wachsthums kann erst später erwartet werden[1]). Das Gleiche gilt für die Versuche 5 und 6 sowie für diejenigen der Tabelle XIV; sie sind für unsere Frage zu wenig lang ausgedehnt. Bei den Versuchen XIII, 1 und 2 dagegen, welche etwa 5 Stunden lang fortgesetzt wurden, ergiebt sich in der That in den letzten Stunden des Versuches ein Nachlassen des Wachsthums, das freilich noch bei Weitem nicht demjenigen entspricht, was wir bei *Tulipa* beobachtet haben. Es darf aber wohl angenommen werden, dass bei noch weiter fortgesetzten Messungen auch bei *Crocus* ein starker Rückgang der durch Temperaturerhöhung bedingten Wachsthumssteigerung folgen wird.

Pfeffer's Schlüsse sind, soweit mir bekannt, ausschliesslich auf die Messungen an *Crocus* basirt. Da diese in der Mehrzahl der Fälle keine Abnahme der Wachsthumsgeschwindigkeit nach der Erwärmung ergaben, weil sie eben nicht lange genug fortgesetzt wurden, so erklärt sich die Differenz zwischen seiner und der hier vertretenen Anschauung in der einfachsten Weise.

Durch die vorstehenden Untersuchungen wurde also in erster Linie dargethan, dass die Erwärmung, gerade so wie es früher Pfeffer für die Abkühlung gezeigt hatte, eine Reizwirkung auf die Perigonblätter ausübt, deren Folge in einer Wachsthumsbeschleunigung zu Tage tritt. Es ist von grossem Interesse zu wissen, dass solche Reizwirkungen plötzlicher Temperaturwechsel auch an anderen Pflanzenorganen constatirt worden sind. Nachdem die Frage mehrfach mit verschiedenem Ergebniss untersucht worden war, dürfte sie durch die neueste Bearbeitung zu einem definitiven Abschluss gebracht worden sein. H. True (I)[2]) zeigte, dass auf Wurzeln

1) Die Möglichkeit liegt freilich vor, dass bei manchen Blüthen sofort nach der Oeffnung die Wachsthumsbeschleunigung sistirt wird und dass dann bei einer ev. erst nach Stunden erfolgenden rückläufigen Bewegung von Neuem eine Wachsthumssteigerung eintritt.

2) Daselbst ist die ältere Literatur citirt.

wenigstens bei relativ niedriger Temperatur (zwischen 1 und 18° C.) jeder Temperaturwechsel eine vorübergehende Herabsetzung des Wachsthums bewirkt, und man darf wohl annehmen, dass andere Pflanzenorgane sich ähnlich verhalten werden. Durch das gerade entgegengesetzte Verhalten unserer Blüthenblätter wird in der überzeugendsten Weise dargethan, dass die Temperaturveränderung ausschliesslich als „Reiz“ wirkt, nur die Auslösung von Bewegungen besorgt, deren Richtung natürlich von dem auslösenden Agens und dessen anderweitigen Wirkungen völlig unabhängig ist.

Zweitens zeigen unsere Beobachtungen, wie die Wachsthumssteigerung zunächst auf der einen Seite eintritt, nach kurzer Zeit aber auch auf die Gegenseite und zwar mit solcher Intensität übergeht, dass die rückgängige Bewegung erfolgt. Diese letztere tritt bei jeder Temperatur ein, nicht erst bei den von Pfeffer früher angegebenen Temperaturen. Da sie aber immer nur langsam fortschreitet und bei der Tulpe wohl nie zum völligen Schluss führt, so kann man wohl annehmen, dass auf eine geringe Temperatursteigerung auch nur eine sehr geringfügige Schliessbewegung der Oeffnung nachfolgt. Ja, man kann sich wohl vorstellen, dass unter solchen Umständen gar keine rückläufige Bewegung ausgeführt werden kann, obwohl die Wachsthumsvorgänge im Wesentlichen ähnlich verlaufen wie in unseren Versuchen. Es lag aber keine Veranlassung vor, die Wirkungen solcher schwachen Temperaturänderungen messend zu verfolgen, denn bei den geringen Ausschlägen waren prägnante Resultate doch nicht zu erwarten.

Auf die ursprüngliche Frage: ob es Blüthen giebt, auf welche die Temperaturschwankungen in dem Sinne wirken, dass Zunahme der Temperatur Schliessen und Abnahme Oeffnen hervorruft, geben aber unsere Versuche keine Antwort. Die Tulpe ist jedenfalls keine solche Blüthe, doch könnten solche vielleicht unter den Nachtblühern noch gefunden werden.

2. *Taraxacum.*

Weitaus die meisten Blüthen sind nicht wie die Tulpe und Crocus unmittelbar nach Ausführung einer Bewegung gleich wieder paratonisch empfänglich, sie müssen vielmehr erst eine Ruheperiode durchgemacht haben und können sich dementsprechend binnen 24 Stunden im Allgemeinen nur einmal öffnen und schliessen. Die nyctitropischen Bewegungen solcher Blüthen, als deren Typus wir

vor allen Dingen die Compositen betrachten dürfen, sind nun aber nicht so ausschliesslich von Temperaturänderungen bewirkt, wie bei der Tulpe, sondern die Lichtschwankungen treten gleichsinnig hinzu. So konnte Pfeffer nachweisen, dass die Oeffnung am Morgen sowohl im Dunkeln durch Temperatursteigerung, als auch bei constanter Temperatur durch Lichtzunahme erzielt werden kann, und entsprechend Nachmittags das Schliessen durch Temperaturabnahme bei gleicher Beleuchtung und durch Lichtabnahme bei unveränderter Temperatur. In der Natur wirken ja die genannten Agentien stets gleichzeitig auf die Blüthen ein und es muss als in hohem Grade wahrscheinlich gelten, dass sie auch gleichsinnig wirken — denn wenn auch constante hohe Temperatur im Allgemeinen eine Beschleunigung, constante Beleuchtung dagegen Verlangsamung des Wachsens bewirken, so kann doch der Uebergang von niederer zu hoher Temperatur in ganz genau gleicher Weise als Reiz auf die Pflanze einwirken, wie der Uebergang von Dunkelheit zu Licht. Genau das Entsprechende ist ja für den umgekehrten Fall schon bewiesen: Temperaturabfall wirkt ebenso wie Verdunkelung wachsthumbeschleunigend, obwohl der constant niederen Temperatur eine relativ niedrige, der constanten Dunkelheit eine relativ hohe Wachsthumsgeschwindigkeit entspricht. Der Wechsel im Agens wirkt eben als Reiz und steht in gar keiner Beziehung zur Wirkung des Agens selbst.

Auch Pfeffer lässt in seinen „Periodischen Bewegungen“ Erwärmung und Erleuchtung gleichsinnig wirken, d. h. so wie er der Erwärmung als solcher eine besondere Reizwirkung nicht zuspricht, so soll auch der Lichtzutritt nur die dem constanten Licht entsprechende Wachsthumsretardation bewirken. So ist z. B. in der Zusammenstellung der Resultate (Periodische Bewegungen p. 171) ausgesprochen, dass „Zunahme der Beleuchtung Verminderung des Wachsthums“ zur Folge habe. Noch deutlicher sind einige Stellen p. 20 und 22 des genannten Werkes, wo es sich um Hebung der Impatiensblätter am Licht handelt und hervorgehoben wird, dass diese Hebung (p. 22) nicht durch Beschleunigung des Wachsthums der Unterseite sich vollzieht; durch das Licht wird vielmehr (p. 20) „das Wachsthum in der Oberseite der Bewegungszone schnell retardirt, während das durch Verdunkelung der Unterseite inducirte Wachsthumsstreben sich zum guten Theil abwickeln kann“. Pfeffer stellt sich also vor, dass das Wachsthum in constanter Dunkelheit mit einer gewissen, auf beiden Seiten

des Blattes gleichen Geschwindigkeit vor sich gehe, welche durch Licht zuerst auf der Oberseite, später auf der Unterseite abnimmt; er setzt weiter auseinander, wie sich dabei eine vorübergehende Wachsthumsbeschleunigung der Unterseite als Folge der Retardation der Oberseite geltend machen kann. Die Hauptsache aber ist, eine Beschleunigung des Gesammtwachsthums kann durch Beleuchtung nicht zu Stande kommen.

Um zu untersuchen, in wie weit die Resultate der Versuche Pfeffer's dessen Anschauung beweisen, betrachten wir zunächst Tabelle V (II, p. 24), in welcher Messungen an der Oberseite von Impatiensblättern mitgetheilt sind. Es zeigt sich zunächst ein starker abendlicher Zuwachs auf der Blattoberseite, durch welchen die Blätter in die Nachtstellung übergeführt werden. Weiter ergiebt aber die gleiche Tabelle, dass von 11 Uhr Nachts bis zum nächsten Morgen $7^1/_2$ Uhr kein nennenswerthes Wachsthum auf der Blattoberseite stattfindet. Und doch würden diese Blätter, wenn sie am Morgen beleuchtet worden wären, in Tagstellung übergegangen sein; es kann also die Tagstellung unmöglich durch Wachsthumshemmung der Blattoberseite zu Stande kommen, während die Unterseite zunächst ungestört weiterwächst. Somit bleibt nichts anderes übrig, als für die am Licht erfolgende Hebung der Blätter eine Wachsthumssteigerung auf der Blattunterseite verantwortlich zu machen. Auch die Tabellen VI und VII zeigen ähnliche Verhältnisse für *Leontodon*. Hier ist es die Aussenseite der Blüthen, durch deren am Morgen vermindertes Wachsthum die Oeffnung der Blüthe zu Stande kommen soll. Ein Blick auf die Tabelle VI b und VII b zeigt aber, dass in der Zeit zwischen 10 Uhr Abends und 6 Uhr Morgens die Aussenseite überhaupt nur sehr wenig gewachsen ist. Da nun aber in diesen Tabellen das Wachsthum für die zwei antagonistischen Seiten mitgetheilt ist, so können wir auch durch Rechnung das Wachsthum der Mittelzone finden. Dabei ist freilich zu bedenken, dass die bewegungsfähige Zone bei der *Leontodon*-Blüthe in dem hohlen, röhrenförmigen Theil liegt; wenn wir also, wie bei *Tulipa*, die auf Aussen- und Innenseite abgelesenen Zuwachse (nach Berechnung in Procenten auf die Stunde) addiren und durch 2 dividiren, so erhalten wir das Wachsthum einer Mittellinie der Blumenröhre. Wenn auch diese Linie nicht vom Gewebe der Blumenkrone erfüllt, vielmehr rein ideell ist, so giebt uns doch eine solche Rechnung zweifellos einen bequemen Maassstab für das Gesammtwachsthum

und erlaubt uns zu entscheiden, ob dasselbe am Morgen sich wirklich verringert hat oder nicht.

Zuwachs der Mittellinie pro Stunde in Procenten.

Berechnet aus Tabelle VI in Pfeffer's „Periodischen Bewegungen".

	Versuch 1	Versuch 2	Versuch 3
9³/₄ Nachm. bis 6³/₄ Vorm. . .	0,82	0,74	0,78
6¹/₄ Vorm. bis 9¹/₂ Vorm. . . .	1,70	2,39	1,56
9 Vorm. bis 4¹/₂ Nachm. . . .	1,09	1,62	1,02

Berechnet aus Tabelle VII, ebenda.

	Versuch 1	Versuch 2	Versuch 3
10¹/₂ Nachm. bis 6¹/₂ Vorm. . .	0,82	0,66	0,82
6 Vorm. bis 9¹/₄ Vorm.	2,03	2,23	1,92
9 Vorm. bis 4 Nachm.	1,62	1,47	0,83

Diese Berechnung zeigt, dass thatsächlich bei dieser Blüthe in den Morgenstunden das Wachsthum eine ganz erhebliche Beschleunigung erfährt, sowohl wenn die Blüthe in dieser Zeit dem Licht exponirt wird (VII) als auch wenn sie im Dunkeln Nachwirkungsbewegungen ausführt (Tab. VII). Mit Recht bemerkt also Pfeffer, man könne aus dem Vergleich beider Tabellen nicht schliessen, dass die Beleuchtung das Wachsthum (speciell der Innenseite) am Morgen beschleunigt habe; die Blüthen haben eben in beiden Fällen nur Nachwirkungsbewegungen ausgeführt. Nach Erfahrungen, die ich an *Taraxacum* gemacht habe, übt aber diffuses Licht überhaupt nur einen geringen Einfluss auf das Oeffnen aus. Die gleiche Blüthe, die sich durch Temperatursteigerung sogar im Dunkeln in kurzer Zeit öffnet, braucht bei constanter Temperatur im diffusen Licht Stunden bis zur Oeffnung. Im directen Sonnenlicht freilich tritt sehr rasch eine Oeffnung ein, es lässt sich aber leicht zeigen, dass bei directer Insolation eine ganz bedeutende Erwärmung der Blüthen stattfindet. So fand ich an einem kalten Herbstmorgen die Temperatur mehrerer *Taraxacum*-Blüthen, nachdem sie von 11—1 Uhr von der Sonne beschienen waren, um ca. 10° C. höher als die Lufttemperatur. Andererseits muss scharf hervorgehoben werden, dass Wärmewirkung ohne Beleuchtung nur bei schon früher geöffneten Blüthen die rasche Oeffnung veranlasst, also nur die Nachwirkungsbewegung zu beschleunigen vermag, paratonisch aber nicht sehr stark wirkt. Vermuthlich wird sich *Leontodon* nicht anders verhalten, bei der Ausführung seiner Bewegungen werden Licht und Temperatur gleichzeitig betheiligt sein

und weitere Versuche müssten angestellt werden, um die Betheiligung jedes einzelnen Factors mit Sicherheit festzustellen. In Folge der durch beide Factoren bewirkten thatsächlichen Bewegungen sind dann also unter constanten äusseren Verhältnissen Nachwirkungsbewegungen wahrzunehmen, solche hat Pfeffer messend verfolgt und bei diesen tritt also am Morgen eine Steigerung des Gesammtwachsthums auf. Es liegt nun aber nicht der geringste Grund vor anzunehmen, dass die Nachwirkungsbewegung mechanisch in anderer Weise zu Stande komme, als die paratonische Bewegung. Stellen wir uns auf diesen Standpunkt, so können wir aus den Messungen Pfeffer's an *Leontodon* schliessen. dass die am Morgen vor sich gehenden Veränderungen in der Aussenwelt jedesmal eine Wachsthumssteigerung zur Folge haben. Da nun für die Erwärmung allein schon nach unseren Erfahrungen an *Tulipa* eine Wachsthumsbeschleunigung erzielt wird, so kann man sich über die Wirkung der Lichtzunahme drei ganz verschiedene Vorstellungen machen, nämlich:

1. Lichtzunahme wirkt mit der Temperaturzunahme gleichsinnig.

2. Lichtzunahme wirkt gerade entgegengesetzt, jedoch der Intensität nach viel geringer wie Temperaturzunahme; sie wirkt also der Erwärmung entgegen, vermag deren Erfolg aber nicht aufzuheben.

3. Lichtzunahme beeinflusst die Oeffnungsbewegung der Blüthen überhaupt nicht.

Die erste dieser drei Möglichkeiten hat nun aus biologischen Gründen die grösste innere Wahrscheinlichkeit für sich; denn wenn die Pflanzen, wie gewöhnlich, zweckmässig auf die in der Natur von aussen auf sie einwirkenden Reize reagiren, so werden sie sich schwerlich so eingerichtet haben, dass zwei stets gleichzeitig eintretende Factoren ungleichsinnige Bewegungen auslösen. Zu beweisen ist aber diese Ansicht zur Zeit absolut nicht, denn es liegt meines Wissens keine einzige Beobachtung über die Wirkung des Lichtes vor, wo nicht gleichzeitig Nachwirkungen mit im Spiele sein können. Es müssten erst Untersuchungen angestellt werden, in welcher Weise das Licht auf in constanter Temperatur, in der Finsterniss erwachsene Blattorgane einwirkt. Vielleicht ist es nicht möglich, zu solchen Versuchen Blüthen zu verwenden, wenngleich viele Blüthen in constanter Finsterniss sich vorzüglich

entwickeln, dann würde man also zu Laubblättern greifen müssen, die, wie ich gezeigt habe, in völlig reactionsfähigem Zustande im Dunkeln zur Ausbildung kommen können. Ob man aber dann bei solchen durch diffuses Licht eine nennenswerthe Bewegung wird erzielen können, ist sehr die Frage; directes Sonnenlicht aber wird nicht wohl auf Blätter fallen können, ohne dieselben gleichzeitig zu erwärmen. — Uebrigens verdient bemerkt zu werden, dass Pfeffer nur für die concreten Fälle, speciell also *Leontodon* eine Wachsthumsbeschleunigung durch Licht geleugnet hat; aus einer Bemerkung II, p. 96 folgt, dass er in anderen Fällen eine solche Wirkung des Lichtes sehr wohl für möglich hielt.

Wir sehen jetzt völlig davon ab, ob Licht- oder Temperaturschwankungen die Oeffnungsbewegungen der Blüthen vom Typus der Compositen (Cichoriaceen) verursachen und wollen nur die nächste mechanische Ursache dieser Bewegung etwas aufzuklären suchen, indem wir den Gang des Wachsthums bei Nachwirkungsbewegungen verfolgen. Untersucht wurden die sehr reactionsfähigen Blüthen von *Taraxacum officinale*. Wenn dabei in den folgenden Mittheilungen vielfach die Angabe sich findet, dass die Blüthe in den Morgenstunden mit diffusem Tageslicht oder mit Auerlicht erleuchtet worden sei, so hängt das damit zusammen, dass ich bei Ausführung der Messungen gedacht hatte, durch solche Beleuchtung den Wachsthumsgang der Blüthe zu verändern. Thatsächlich geht aber sowohl aus diesen Messungen, wie auch aus anderen Beobachtungen hervor, dass die Nachwirkungsbewegungen sich bei constanter Temperatur unter Verwendung der genannten Beleuchtung nicht anders vollziehen als in constanter Dunkelheit; dass also eine einmalige Beleuchtung ohne auffallenden Erfolg bleibt.

Messung III. Drei Blüthenköpfe von *Taraxacum officinale* wurden Abends in geschlossenem Zustand in's Laboratorium gebracht, woselbst die Temperatur von 6 Uhr Abends bis nächsten Morgen 10 Uhr allmählich von 24° C. auf 21° C. sank. An jeder Inflorescenz blieb nur eine Blüthe erhalten, die nach Entfernung des Pappus zur Messung diente.

		$6^h 30'$ Abd.	$9^h 30'$ Abd.	$4^h 30'$ Morg.	$6^h 30'$	$8^h 30'$	$10^h 30'$
		dunkel				Gaslicht	
Blüthe 1	aussen	367	380	401	395	424	474
	innen	391	392	409	470	479	493
Blüthe 2	aussen	408	408	452	452	452	500
	innen	387	386	404	480	517	527

		9h 30' Abd.	4h 30' Morg.	5h 30'	6h 30'	8h 30'	10h 30'
		dunkel		Gaslicht			
Blüthe 3	aussen	360	382	389	412	484	515
	innen	398	484	515	555	570	580

Messung IV. Zwei Blüthen werden Abends 6 Uhr im geschlossenen Zustand in's Laboratorium gebracht und weiterhin bei constanter Temperatur von 14° C. gehalten; die eine (1) bleibt dauernd im Dunkeln, die andere (2) wird Morgens nach 8 Uhr an diffuses, möglichst helles Licht gebracht.

		8h 45' Abd.	10h 45' Abd.	8h 15' Morg.	10h 20'	12h 20'
Blüthe 1	aussen . .	322	323	338	336	341
	innen . .	251	252	284	301	306
Blüthe 2	aussen . .	291	292	298	297	—
	innen . .	416	416	429	437	—

Aus den vorstehenden Messungen lassen sich dann die folgenden Daten durch Rechnung gewinnen.

Messung III. **Procentischer** Zuwachs pro Stunde.

		6h 30' bis 9h 30'	9h 30' bis 4h 30'	4h 30' bis 5h 30'	5h 30' bis 6h 30'	6h 30' bis 8h 30'	8h 30' bis 10h 30'
Blüthe 1	aussen	1,18	0,79	— 0,73 (4h 30' bis 6h 30')		3,67	5,90
	innen	0,09	0,62	7,45 (4h 30' bis 6h 30')		0,96	1,46
Blüthe 2	aussen	0,0	1,54	0 (4h 30' bis 6h 30')		0	5,31
	innen	0,0	0,29	9,25 (4h 30' bis 6h 30')		3,85	0,96
Blüthe 3	aussen	—	0,87	1,83	5,91	8,75	3,19
	innen	—	3,09	6,40	7,77	1,35	0,87

Messung IV. **Absoluter** Zuwachs pro Stunde.

		8h 45' bis 10h 45'	10h 45' bis 8h 15'	8h 15' bis 10h 20'	10h 20' bis 12h 20'
Blüthe 1	aussen	0,5	1,5	— 1	2,5
	innen	0,5	3,2	8,5	2,5
Blüthe 2	aussen	0,5	0,6	— 0,5	—
	innen	0	1,3	6	—

Die auf Procente berechneten Zuwachse der Messung III zeigen nun ein ganz regelmässiges Bild. Die Innenseite ergiebt ein sehr starkes Anschwellen des Zuwachses zwischen 4½ und 6½ Uhr früh, später sinkt dann der Zuwachs ebenso plötzlich.

Auf der Aussenseite entspricht dem Maximum der Innenseite ein deutliches Minimum und dem Wachsthumsnachlass der Innenseite eine Wachsthumssteigerung, wodurch also ganz wie bei der Tulpe eine rückgängige Bewegung eintreten muss. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Wachsthumssteigerung der Innenseite schon vor $4^1/_2$ Uhr eingetreten ist, besonders bei der lebhaft wachsenden Blüthe 3; sie konnte aber in den Messungen hier nicht hervortreten, weil ja die vorhergehende Messung sieben Stunden früher stattgefunden hatte. In diesen sieben Stunden wird also Anfangs ein sehr geringes, später ein lebhaftes Wachsthum geherrscht haben; der gefundene Mittelwerth vermag uns eben in dieser Beziehung keinen Aufschluss zu geben. Die andere Tabelle giebt dieselben Resultate, eine Umrechnung in Procente schien mir überflüssig. Im Einzelnen zeigen sich allerdings auch Unterschiede. So fällt vor allen Dingen der (absolut genommen) geringe Zuwachs in Tab. IV in's Auge; er hängt mit der niedrigen Temperatur (14° C.) zusammen, die während dieses Versuches geherrscht hatte. Auch das späte Eintreffen der Oeffnungsbewegung dürfte in der gleichen Ursache begründet sein. Im Grossen und Ganzen geben aber alle Messungen ein übereinstimmendes Bild, das in hohem Maass an die bei der Tulpe beobachteten Vorgänge erinnert. Die Aehnlichkeit liegt in der Wachsthumssteigerung erst auf der Innen-, dann auf der Aussenseite. Wir sahen, dass mit der letzteren eine rückläufige Bewegung bei der Tulpe verbunden ist, eine solche lässt sich aus den oben stehenden Zahlen ohne Weiteres auch für *Taraxacum* entnehmen; sie wurde aber auch in eigens zu dem Zweck unternommenen Versuchen mit grösster Deutlichkeit nachgewiesen. Am schönsten trat sie auf, wenn nach einer kühlen Nacht die Blüthen Morgens im Dunkeln stark erwärmt wurden. Unter solchen Umständen sah ich nach 3 Stunden schon die ersten Anzeichen einer rückläufigen Bewegung, die nach 5 Stunden schon recht beträchtlich war.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass auch der in der Natur zu beobachtende „Lichtschluss" von *Taraxacum* weiter nichts ist als die „rückläufige Bewegung". Aehnlich dürfte es bei den biologischen Verwandten von *Taraxacum* sein[1]), für welche wir demnach ein Schliessen bei constanten äusseren Einwirkungen, speciell ohne Steigerung der Lichtintensität annehmen müssen.

---

1) Vergl. hierzu Oltmanns I, bes. p. 51.

Zum Schluss ist noch die Frage zu beantworten, ob bei *Taraxacum* mit der Oeffnung der Blüthe auch eine Steigerung des Gesammtwachsthums verbunden ist, wie wir sie bei der Tulpe vorfanden und wie sie aus Pfeffer's Messungen an *Leontodon* hervorgeht. Eine Uebersicht über das Wachsthum der Mittellinie ist nur aus den Berechnungen zu Messung III direct zu entnehmen, doch würde IV zu ganz ähnlichen Resultaten führen.

Messung III. Zuwachs der Mittellinie pro Stunde in Procenten.

	6h 30' bis 9h 30'	9h 30' bis 4h 30'	4h 30' bis 6h 30'	4h 30' bis 5h 30'	5h 30' bis 6h 30'	6h 30' bis 8h 30'	8h 30' bis 10h 30'
Blüthe 1	6,63	0,70	3,36			2,31	3,68
Blüthe 2	0,0	0,91	4,62			1,92	3,13
Blüthe 3	0	1,98		4,11	6,84	5,05	2,03

In der Blüthe 3 steigert sich also das Wachsthum am Morgen continuirlich, bis zwischen $5\frac{1}{2}$ und $6\frac{1}{2}$ Uhr das Maximum erreicht ist; darauf tritt wieder ein Abfall ein. Die Blüthen 1 und 2 zeigen ebenfalls in den Morgenstunden eine Steigerung des Wachsthums weit über das während der ersten Nachtstunden eingehaltene Maass hinaus. Der späterhin eintretende Abfall erfolgt aber nicht mit gleicher Regelmässigkeit wie bei Blüthe 3; nach einer anfänglichen Abnahme tritt nochmals Steigerung ein, während die definitive, später ja unbedingt eintretende Abnahme nicht mehr in die Beobachtungszeit fällt.

In *Tulipa* und *Taraxacum* haben wir Blüthen eines Typus kennen gelernt, die wir mit Oltmanns (I) als „Frühschliesser" bezeichnen können; wenngleich die Blüthen in mehrfacher Hinsicht Unterschiede in ihrem Verhalten zeigen, so haben sie doch in dem der Oeffnung bald folgenden, ohne Aenderung der äusseren Faktoren eintretenden Schliessen ein gemeinsames Merkmal. Da *Tulipa* nach Pfeffer's Untersuchungen auch nach dem durch Abkühlung erfolgten Schliessen eine rückläufige Bewegung zeigt, so können wir Aehnliches für *Taraxacum* voraussetzen, wenn es auch noch nicht experimentell bewiesen ist. Den „Frühschliessern" hat Oltmanns die „Spätschliesser" gegenübergestellt, als ihren Typus hat er *Bellis* behandelt. Das Schliessen dieser Blüthe erfolgt in der Natur jedenfalls stets durch Veränderungen in der Umgebung, vor llen Dingen durch Verdunkelung, doch mag auch eine Wärme-

abnahme gleichsinnig wirken. Es ist zur Zeit nicht ausgemacht, ob *Bellis* nur gradweise von den Frühschliessern differirt, d. h. ob bei genügend langer Dauer einer constanten Temperatur und einer constanten hohen Lichtintensität doch schliesslich ein Schluss folgt, oder ob unter solchen Umständen die Blüthe dauernd geöffnet bleibt. Da wir aber thatsächlich Laubblätter kennen, die bei constanter Beleuchtung dauernd in Tagstellung verbleiben, so wäre ein entsprechendes Verhalten von *Bellis* nicht unwahrscheinlich. Weiter erscheint es dann aber auch nicht ausgeschlossen, dass unter den in erster Linie auf Temperaturdifferenzen reagirenden Blüthen sich Analoga fänden, also Blüthen, die in constanter Temperatur keine rückläufige Bewegung ausführen. In welcher Weise bei *Bellis* nun die Wachsthumsvorgänge der Innen- und Aussenseite sich an der Oeffnungsbewegung der Blüthe betheiligen, muss noch untersucht werden. Bei unseren weiteren Betrachtungen im nächsten Abschnitt halten wir uns deshalb ausschliesslich an die Frühschliesser.

II. Zur Theorie der nyctitropischen Bewegungen.

Es liegt nahe zu fragen, ob die bei *Tulipa* und *Taraxacum* erzielten Resultate irgend welche Fingerzeige geben, was für Vorstellungen wir uns über die Mechanik dieser Blüthenbewegungen machen können. Bei den engen Beziehungen, die zwischen Nutations- und Variationsbewegungen bei den Erscheinungen des Nyctitropismus bestehen, wird sich an diese Erörterung eine Discussion über die mechanischen Ursachen der Variationsbewegungen naturgemäss anschliessen.

Zu einem wirklichen mechanischen Verständniss der nyctitropischen Bewegungen können wir erst dann kommen, wenn wir die in den antagonistischen Seiten der Bewegungszone sich abspielenden Processe kennen. Pfeffer suchte sich durch Entfernung des einen Antagonisten eine solche Kenntniss zu verschaffen, doch bekam er so bei den Nutationskrümmungen keine brauchbaren Resultate[1]). Trotzdem hat er eine ganz bestimmte Theorie über die Mechanik der nyctitropischen Wachsthumsbewegungen aus-

1) Pfeffer II, p. 22 für Laubblätter (vergl. auch Pfeffer I, p. 178 für Blüthen).

gesprochen: Genau wie bei der Variationsbewegung die Expansionskraft, so wird bei den Nutationsbewegungen das Wachsthum auf jede Schwankung der Beleuchtung oder der Temperatur vermehrt oder vermindert und zwar „gleichsinnig und gleichzeitig, jedoch ungleich schnell in beiden antagonistischen Hälften.“ Weil auf der Innenseite z. B. nach Erwärmung die Wachsthumssteigerung sofort erfolgt, wird die Aussenseite zunächst am Wachsthum ganz verhindert und erst nach einiger Zeit macht sich auch an ihr das von Anfang an inducirte Wachsthumsbestreben äusserlich geltend. Streng bewiesen ist aber diese Auffassung nicht. Aus den Messungen geht zunächst nur eines mit Sicherheit hervor: dass die Aenderung des Aussenmediums die spätere Convexseite zu einer energischen Wachsthumsbeschleunigung veranlasst. Ueber die Vorgänge auf der Concavseite dagegen können nur Vermuthungen geäussert werden, wobei zu beachten ist, dass diese Vorgänge zeitlich zwei verschiedene Phasen aufweisen: zunächst findet Retardation des Wachsthums, ja sogar unter Umständen direct ein Grössenrückgang statt, später erst macht sich eine Wachsthumssteigerung bemerkbar. Die Möglichkeiten, die bei der Erklärung des Verhaltens der Concavseite in's Auge gefasst werden müssen, sind folgende:

1. Das Wachsthum der Concavseite wird durch die Ausdehnung der Convexseite gehemmt, die Wachsthumsretardation oder die Compression ist eine rein passive; die Concavseite wird aber doch durch die Temperaturänderung zu gleichem Wachsthum veranlasst wie die Convexseite, nur vermag dasselbe erst später sich an ihr geltend zu machen, weil es sich langsamer vollzieht (Pfeffer).

2. Das Verhalten der Concavseite ist durch eine active Wachsthumsretardation gekennzeichnet, die beiden Gegenseiten reagiren also gerade entgegengesetzt auf die Temperaturänderung.

3. Die Concavseite wird von der Temperaturänderung überhaupt nicht beeinflusst.

Unter diesen Möglichkeiten scheint mir nach Analogie mit den zu besprechenden Variationsbewegungen und aus biologischen Gründen, weil nun einmal die Pflanzen erfahrungsgemäss sich zweckmässige Reactionen angewöhnt haben, die zweite die wahrscheinlichste. Für sie sowohl wie für die dritte bedarf aber die später eintretende Wachsthumssteigerung der Concavseite einer besonderen Erklärung, während dieselbe bei der ersten schon erklärt ist; offenbar

war ja gerade diese rückläufige Bewegung für Pfeffer Veranlassung, die erste Möglichkeit als zutreffend anzunehmen, der Temperaturänderung also gleiche Wirkung auf beide Blattseiten zuzusprechen. Wir dagegen sind vor die Frage gestellt, ob wir die rückläufige Bewegung in anderer Weise erklären können. Ich sehe nun keine Schwierigkeit in der Annahme, dass das nachträgliche Wachsthum der Concavseite durch das Wachsthum der Gegenseite veranlasst werde, also eine aus rein inneren Ursachen erfolgende Gegenreaction ist. Solche Gegenreactionen finden sich nicht selten im Pflanzenreich und Pfeffer hat neuerdings (III, p. 24) die Reizvorgänge, nach welchen Gegenreactionen auftreten, als „transitorische" oder „rückregulirende" von den „stationären" oder „permanenten" unterschieden, bei welchen die erzielte Veränderung eine dauernde ist. Neben der von Pfeffer hervorgehobenen, sehr rasch erfolgenden Aufhebung des Reizzustandes nach Stossreiz bei *Mimosa*, möchte ich hier noch auf eine andere, langsamer von Statten gehende „Rückregulation" des Beispiels wegen hinweisen. Vöchting (I) hat gezeigt, dass geotropisch gekrümmte Sprosse, nach Aufhören der geotropischen Reizung, auf dem Klinostaten die Krümmung wieder auszugleichen vermögen. Die dabei wirkende innere Kraft, die sog. Rectipetalität, ist nun aber zweifelsohne nicht erst nach Aufhören der geotropischen Einwirkung aufgetreten, sondern sie ist durch die Krümmung selbst ausgelöst; sie kann sich nur bei dauernder Einwirkung der Erdschwere nicht äusserlich manifestiren. Bei unseren Blüthen aber kann die Rückregulation der Krümmung aus innerer Gegenwirkung deshalb erfolgen, weil die Temperaturänderung keinen dauernden, sondern nur einen vorübergehenden Reiz auf die Convexseite ausübt, während ja die Schwerkraft dauernd reizend wirkt.

Die beim Oeffnen und Schliessen der Blüthen eintretenden Krümmungen erklären wir also kurz gesagt durch die ungleichsinnige Wirkung von Licht- und Temperaturschwankungen auf die antagonistischen Seiten der Bewegungszone, die rückläufige Bewegung dagegen fassen wir nicht als durch die Aenderung in der Aussenwelt direct bewirkt, sondern als von inneren Ursachen bedingt auf.

Wie schon erwähnt, wirken nach Pfeffer auch bei Variationsbewegungen Aenderungen im Aussenmedium gleichsinnig und gleichzeitig, jedoch ungleich schnell auf die beiden Hälften

eines Gelenkes ein. Zur Begründung seiner Ansicht weist Pfeffer auf die Ergebnisse seiner Versuche mit Gelenken hin, bei denen zum Theil die obere, zum Theil die untere Hälfte entfernt worden war. Bezüglich der Details der Versuchsanstellung, insbesondere der Verwendung des Hebeldynamometers sei auf die schon so oft genannte Abhandlung (II) verwiesen.

In den angeführten Versuchen konnte nun (II, p. 8) bei *Phaseolus vulgaris*, *Hedysarum gyrans*, *Trifolium incarnatum* und *Oxalis acetosella* gezeigt werden, dass in beiden Gelenkhälften auf eine Verdunkelung Zunahme, auf Erhellung Abnahme der Expansionskraft eintritt. Aehnlich hatte früher schon Dassen[1]) bei *Robinia* nach Entfernung der oberen Gelenkhälfte am Abend Hebung anstatt der normalen Senkung der Blättchen festgestellt. — Weitaus die meisten hierher gehörigen, in der Literatur erwähnten Versuche aber wurden mit der Mimose angestellt und führten Meyen[2]) Brücke[2]) und Pfeffer zu dem Resultat, dass die periodischen Bewegungen im gleichen Sinne, aber mit schwächerem Ausschlag wie bei normalen Pflanzen ausgeführt werden, gleichgiltig ob die obere oder die untere Gelenkhälfte entfernt worden war.

Noch in allerneuester Zeit hat Schwendener (I, p. 15) diese Versuche wiederholt und gefunden, dass „nicht bloss die schon Meyen bekannten Neigungsänderungen im Laufe des Tages, sondern auch die zuerst von Paul Bert beobachteten starken Hebungen bei Nacht, welche gegen Tagesanbruch ihr Maximum erreichen" auch an operirten Gelenken zu beobachten sind. Könnten wir die Vorgänge bei *Mimosa* ohne Weiteres mit denen der übrigen Pflanzen vergleichen, so würde der Schluss erlaubt sein, dass bei *Mimosa* durch die Gelenkoperationen der Nachweis ungleichsinniger Reaction der beiden Gelenkhälften erbracht sei. Nun zeigt sich ja aber bekanntlich bei *Mimosa* eine Differenz zwischen den periodischen und den paratonischen Bewegungen; am Tag bewirkt jede Verdunkelung eine Hebung des primären Blattstieles, während die abendliche Lichtabnahme zu der bekannten tiefen Senkung führt. Nach Pfeffer soll diese Senkung durch die mit der abendlichen Bewegung der secundären Blattstiele verbundene Vermehrung des statischen Momentes des Blattes bedingt sein, die untere Gelenk-

---

1) Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte 1838, I. Bd., p. 220 (citirt nach Pfeffer II, p. 6).

2) Man vergl. die Literaturübersicht bei Schwendener (I).

hälfte soll also einfach mechanisch comprimirt werden. Gegen diese Anschauung Pfeffer's hat neuerdings Schwendener (I) einige Bedenken vorgebracht, denen man sich nicht wird verschliessen können. Auch die Versuche Schilling's (I) sprechen nicht für die Pfeffer'sche Erklärung der abendlichen Senkung bei *Mimosa.* Schilling vergrösserte nämlich künstlich das statische Moment der *Mimosa*-Blätter durch angehängte Gewichte, in einzelnen Fällen bis zum Vierfachen seiner normalen Grösse und konnte dann beobachten, dass die hierdurch eingetretene Senkung des Blattstieles nach 10—15 Minuten ausgeglichen war. Würde nun die abendliche Senkung auch nur durch eine vermehrte Compression der unteren Gelenkhälfte bedingt sein, so müsste man erwarten, dass ebenfalls in wenigen Minuten eine Hebung des Blattstieles eintrete, zumal da die Vermehrung des statischen Momentes bei Weitem nicht so bedeutend ist wie in Schilling's Versuchen. Bekanntlich aber erfolgt die Hebung nur ganz langsam während vieler Stunden. Wir sind also zur Zeit nicht im Stande, die abendliche Senkung mechanisch zu erklären, wir können aber auch nicht die Erfolge der einseitigen Gelenkresection für unsere Frage verwerthen.

Sehen wir also von der Verwendung der Mimose ab, so ergiebt ein Studium der Literatur, dass bei den anderen Pflanzen nicht immer ganz gleichmässige Resultate erzielt worden sind. Schwendener giebt an, mit *Phaseolus* überhaupt keine befriedigenden Resultate erhalten zu haben, und Pfeffer erwähnt gleichfalls für *Phaseolus* (Per. Bew., p. 85), dass nur sehr wenige von ziemlich zahlreichen Experimenten die Nachwirkungsbewegungen der Tagesperiode so vollkommen ergaben, wie die Versuche, welche Taf. IV B graphisch dargestellt wurden. Er fährt dann fort: „Man kann sich über ein solches Ergebniss aber durchaus nicht wundern, da mit der Verletzung der Gelenke mancherlei Ursachen zu Unregelmässigkeiten gegeben sind.“ — Seit der Ausführung der Pfeffer'schen Versuche sind mehrfach Beobachtungen gemacht worden, dass, wie im Einzelnen hier nicht ausgeführt werden soll, chirurgische Eingriffe oft tiefgreifende und gänzlich unerwartete Erfolge an reizbaren Pflanzentheilen hervorbringen. Man wird deshalb heute der Methode der einseitigen Operation nicht mehr die Bedeutung zuerkennen können wie früher. Es würde uns z. B. jetzt nicht wunderbar erscheinen, wenn Jemand den Nachweis erbringen könnte, dass nach Entfernung der einen Gelenkhälfte die specifische Reizbarkeit der

Gewebe für Beleuchtungswechsel völlig aufgehoben sei und dass die weiterhin an der restirenden Gelenkhälfte zu beobachtenden Expansionen und Contractionen, wenn sie auch das Blatt in differente Lagen zu führen vermögen, doch mit den normal im Gelenk stattfindenden Vorgängen gar keine Aehnlichkeit hätten. Wir wollen auf die weitere Erörterung solcher Möglichkeiten hier verzichten. Soviel ist klar: gäbe es irgend einen sicheren Weg, um über die Vorgänge im Gelenk Aufschluss zu erhalten, so würden wir die Methode der einseitigen Gelenkresection alsbald verlassen. Einstweilen fehlt uns ein solcher Weg, wir müssen also die genannte Methode beibehalten, dürfen aber nie vergessen, dass wir ganz sichere Aufschlüsse von ihr nicht erwarten können und dass ungleichmässige Erfolge nicht wunderbar sind. Der schwerwiegendste Vorwurf, den man gegen die Methode der einseitigen Operation erheben kann, ist zweifellos der, dass durch die Abtragung der einen Gelenkhälfte Zellen in Berührung mit der Atmosphäre gebracht werden, die jeglichen Transpirationsschutzes entbehren. Wenngleich nun Pfeffer, um eine solche Transpiration zu vermindern, seine operirten Pflanzen unter feuchten Glocken hielt, so ist damit doch nicht ausgeschlossen, dass die beobachtete Erschlaffung der Gelenke am Tage einfach die Folge der durch das Licht vermehrten Transpiration war, während das nächtliche Straffwerden mit dem vermehrten Zufluss von Wasser zu den Zellen zusammenhängen konnte. Um die Transpiration aus der Wundfläche zu vermeiden, habe ich deshalb in den wenigen Versuchen, die ich auszuführen Gelegenheit hatte, stets unmittelbar nach der Operation einen Guttaperchalack auf die Schnittwunde gebracht; es ist möglich, dass aus diesem Grunde meine Versuche zu anderem Resultate führten wie die Pfeffer's; ausserdem verwendete ich auch für meine Beobachtungen nicht das Hebeldynamometer, sondern liess die Blätter direct am Gradbogen spielen, nachdem nöthigenfalls durch angehängte Gewichte das operirte Blatt in normaler Lage erhalten war. Experimentirt wurde mit den Endblättchen von *Phaseolus multiflorus* und *Desmodium gyrans*, also mit Blättern, die am Abend sich senken, am Tage sich heben. Ich führe zunächst einige Versuche an:

1. Paratonische Wirkung des Beleuchtungswechsels bei *Phaseolus*; die Oberseite des Gelenkes ist entfernt.

Das Blatt senkt sich in Folge von Verdunkelung (mit welcher geringe Abkühlung verbunden ist) im Laufe von $2^1/_2$ Stunden am

Vormittag um 20°. Mittags kommt es an helles diffuses Tageslicht, wo es in den ersten 20 Minuten noch um 5° sinkt, dann in 2 Stunden um 15° sich hebt. Abermalige Verdunkelung ist jetzt ohne Erfolg. In anderen Fällen war keine bestimmte Beziehung zwischen dem Gang der Beleuchtung und der Blattbewegung zu erkennen, weshalb von weiteren Versuchen in dieser Richtung abgesehen wurde.

2. Periodische Bewegung an operirten Gelenken wurde bei *Phaseolus* wenig deutlich, mit bestem Erfolg dagegen bei *Desmodium gyrans* beobachtet. Bei dieser Pflanze war den restirenden Gelenkhälften freie Ausdehnung gestattet, Gegengewichte wurden nicht verwendet.

a) Ein Blatt, dem am 12. October die obere Gelenkhälfte genommen war, zeigte bei feststehendem Hauptblattstiel in den folgenden Tagen periodische Bewegung, die an einem gewöhnlichen Winkelmesser abgelesen wurde. Dieser Winkelmesser war so aufgestellt, dass die Linie 0°—180° mit der Verticalen zusammenfiel, wobei 0° oben stand; Zunahme der Winkelgrössen drückt also Fallen, Abnahme Steigen des Blattes aus.

13. October	Zeit	1h	4h 15′	5h	10h	
	Winkel	95°	125°	125°	140°	
14. October	Zeit	7h 45′	9h 30′	10h 30′	11h 15′	12h 30′
	Winkel	118°	112°	120°	120°	110°
14. October	Zeit	2h	3h 45′	4h 30′	6h 15′	9h
	Winkel	125°	145°	145°	145°	158°
15. October	Zeit	6h 20′	8h 30′	11h 45′	6h	
	Winkel	150°	145°	125°	150°	

b) Ein Blatt, dem am gleichen Tage die untere Gelenkhälfte weggeschnitten war, kam durch die nun möglich gewordene Expansion der Oberseite zunächst in annähernd verticale Lage, in welcher es aber noch deutliche Bewegungen ausführte, die (nach Befestigung des Hauptblattstieles) nur durch das Gelenk des Endblattes ausgeführt wurden. Vormittags und Mittags war die Spitze des Blattes in einer Entfernung von 1—2 cm vom Stengel, Nachts und früh Morgens dagegen war sie dem Stengel fest angepresst. Die bei letzterer Stellung erfolgende Durchbiegung der Blattlamina zeigte an, dass der Stengel einer weiteren angestrebten Bewegung des Blattes im Wege stand.

In diesen Versuchen hatte also das Blatt seinen normalen Bewegungsgang der Richtung nach auch nach der Operation fortgesetzt, gleichgiltig ob Ober- oder Unterseite entfernt worden war, während nach Pfeffer ein Blatt, das nur die untere Gelenkhälfte besitzt, gerade den entgegengesetzten Bewegungsgang zeigen muss, wie das normale. Diese normale Bewegung an den operirten Blättern ist nur möglich, wenn am Morgen in der Oberseite Contraction, in der Unterseite Expansion, und am Abend in der Oberseite Expansion, in der Unterseite Contraction stattfinden. Die beiden antagonistischen Seiten reagiren also nicht, wie Pfeffer fand, gleichsinnig, sondern ungleichsinnig auf die Veränderungen im Aussenmedium.

Nach Allem, was oben gesagt wurde, kann natürlich ein solcher Versuch nicht den definitiven Nachweis erbringen, dass die periodischen Bewegungen der Gelenke durch ungleichsinnige Reaction der beiden Gelenkhälften zu Stande kommen. Er macht aber ein solches Verhalten wahrscheinlich und es ist jedenfalls nicht unangebracht zu untersuchen, in wieweit eine solche Auffassung aus anderen Gründen annehmbar erscheint.

Da wäre zunächst einmal auf die Nutationsbewegungen hinzuweisen, bei denen wir schon zu der Vorstellung gekommen waren, dass möglicherweise die antagonistischen Seiten der Blätter durch Licht und Temperaturschwankungen in völlig differenter Weise beeinflusst werden, dass also mit der Wachsthumsförderung auf der einen Seite eine Wachsthumshemmung, auf der andern Seite Hand in Hand gehe. So wie aber dort — schon nach ganz kurzer Zeit bei unseren Versuchsobjecten — auf der Concavseite eine Wachsthumssteigerung einsetzt und mehr oder weniger zur Ausgleichung der Krümmung führt, so dürfte auch bei den Bewegungen der Gelenke vielfach eine rückläufige Bewegung nach einfacher paratonischer Krümmung vorkommen. Strenge erwiesen ist eine solche freilich zur Zeit nicht. Denn wenn an einer dem täglichen Lichtwechsel ausgesetzten Pflanze auf eine Verdunkelung am Morgen die Blättchen nach dem Schliessen im dunkeln Raum sich wieder öffnen, so ist diese Oeffnungsbewegung, wie schon aus der Schnelligkeit, mit der sie sich einstellt, hervorgeht, nicht die directe Folge des paratonischen Schlusses, sondern eine Nachwirkungserscheinung, eine Folge des Umstandes, dass die Blätter immer am Tage offen sind. Aber auch in den Versuchen Pfeffer's mit Pflanzen, die ihrer täglichen Bewegungen durch constante Beleuchtung beraubt sind,

kann man einen Beweis für die Existenz einer rückgängigen Bewegung nach einmaliger Verdunkelung nicht finden. Denn man kann sich, wie Schwendener (I, p. 26) hervorhob, sehr wohl vorstellen, dass an solchen Blättern nach Aufhebung der constanten Beleuchtung die alten periodischen Bewegungen wieder zum Vorschein kommen, die während der Beleuchtung durch paratonische Wirkungen verdeckt waren. Zur definitiven Entscheidung unserer Frage müssen also Blätter, ohne zuvor periodische Bewegungen ausgeführt zu haben, in continuirlichem Licht bei constanter Temperatur heranwachsen.

Schwendener geht zweifellos zu weit, wenn er auf jede Einwirkung von aussen nur eine Bewegung im einen Sinne eintreten lässt, einen Rückgang ganz allgemein leugnet. Wir haben schon oben auf die Reizbewegungen mit „Rückregulation“ im Sinne Pfeffer's hingewiesen, deren Existenz eine ganz unzweifelhafte ist. Besonders ist mir unverständlich, warum Schwendener (I, p. 26) den Rückgang der Krümmung in belasteten Gelenken nicht anerkennt, da doch in Schilling's (I) Versuchen mit der Mimose gerade ein solcher sehr deutlich nachgewiesen ist.

Wenn nun weitere Versuche die Existenz eines Hin- und Hergangs nach der Reizung ergeben, so würden wir nach Analogie mit den Nutationsbewegungen den Hergang als aus innerer Gegenwirkung entspringend betrachten müssen und nicht als directe Folge des Reizes selbst. Leicht könnte man sich dann vorstellen, wie diese Gegenwirkung nach specifisch verschiedener Zeit auftritt und dementsprechend die Gesammtschwingung nach einer Reizung bei der einen Pflanze in kurzer, bei der anderen in längerer Zeit vollendet ist.

Wenn sich wirklich im intacten Gelenk die Bewegungen unter gleichzeitiger Expansion der einen Seite und Contraction der Gegenseite vollziehen, so hätte auch die Mechanik der Nachwirkungen entschieden an Verständlichkeit gewonnen. Denn es unterliegt, wie Schwendener (I, p. 13) hervorhebt, keinem Zweifel, dass wir uns die Nachwirkungen leichter erklären können, wenn sie mechanisch auf die gleiche Weise zu Stande kommen wie die paratonische Bewegung. Nach Pfeffer finden aber die Nachwirkungen unter Contraction der einen Seite und gleichzeitiger Expansion der Gegenseite statt.

Die abendliche Zunahme der Biegungsfestigkeit scheint auf den ersten Blick gegen unsere Anschauung zu sprechen. Im Grunde

aber sagt diese Zunahme der Biegungsfestigkeit gar nichts darüber aus, ob das Verhältniss der Expansionskraft in beiden Gelenkhälften sich geändert hat, und sie lässt sich ganz wohl mit unserer Vorstellung vereinen. Wenn die Turgorabnahme der Gelenkunterseite (z. B. bei der Bohne) relativ schwach, die gleichzeitige Turgorzunahme der Oberseite relativ stark ist, dann hat die Biegungsfestigkeit zugenommen, obwohl die beiden Gelenkhälften ungleichsinnig auf die Verdunkelung reagirten. Uebrigens wird neuerdings von Schwendener (I, p. 22) die allgemeine Verbreitung der abendlichen Biegungsfestigkeitszunahme geleugnet. Seine eigenen Versuche sind aber auch nicht ganz einwandfrei, weil die Gelenke durch das verwendete Chloroform verändert worden sein können.

Schwendener vertritt übrigens in Bezug auf das Zustandekommen der nyctitropischen Bewegungen ganz dieselbe Anschauung[1]), welche im Obigen wahrscheinlich gemacht werden sollte. Bewiesen ist sie indess von ihm so wenig worden, wie das hier geschehen konnte. Die z. Z. vorliegenden Thatsachen erlauben eben noch nicht, eine der möglichen Anschauungen fest zu begründen. Ich möchte zum Schluss ausdrücklich noch bemerken, dass ich die Pfeffer'sche Ansicht nicht für direct widerlegt halte, auch nicht durch die Bemerkungen Schwendener's l. c., p. 9—11. Insbesondere vermag ich nicht — wie Schwendener — eine Schwierigkeit in der Vorstellung Pfeffer's zu sehen, dass die antagonistischen Hälften gleichzeitig, gleichsinnig, aber ungleich schnell auf den äusseren Reiz reagieren. — Es darf übrigens nicht vergessen werden, dass vielleicht die periodischen Bewegungen bei verschiedenen Pflanzen mit verschiedenem Mechanismus sich vollziehen können, da sie ja offenbar im Laufe der historischen Entwickelung der Pflanzenwelt an verschiedenen Orten völlig unabhängig aufgetreten sind.

III. Ueber den Einfluss von Temperaturänderungen auf die Variationsbewegungen einiger Laubblätter.

In diesem Schlussabschnitt werden einige Fragen behandelt, die den eigentlichen Ausgangspunkt dieser Arbeit gebildet hatten. Die Untersuchungen knüpfen unmittelbar an an meine Arbeit (II) „über die periodischen Bewegungen der Blätter von *Mimosa pudica*

1) Vergl. bes. p. 16 die Kurve (Schwendener I).

im dunkeln Raume". Dort war der Nachweis erbracht worden, dass im Dunkeln erzogene etiolirte Blätter der *Mimosa* die früher von mir (I) aufgefundenen periodischen Bewegungen nur dann ausführen, wenn im dunkeln Raum Temperaturänderungen in ganz bestimmter Weise stattfinden. Die Thatsachen, die in dieser Abhandlung festgestellt worden waren, habe ich im Laufe der weiteren Untersuchung durchaus bestätigt gefunden, die Schlüsse dagegen, die ich aus den Beobachtungen gezogen hatte, bedurften einiger Correcturen. Zum vollen Verständniss der in Rede stehenden Erscheinungen kam ich erst durch Untersuchung der Bohne und der *Acacia lophantha*, mit deren Besprechung deshalb hier begonnen wird; *Mimosa*, die sich viel weniger einfach verhält, soll in zweiter Linie behandelt werden.

Die periodischen Bewegungen etiolirter Bohnenblätter im Dunkeln sind schon in meiner Arbeit aus dem Jahre 1895 (I) erwähnt; sie wurden damals in ganz primitiver Weise constatirt, weshalb zunächst einmal spätere Versuche hier angeführt werden sollen, in welchen das etiolirte Blatt sich gleichfalls in einer Holzkiste mit schwankender Temperatur befand.

Versuch 1. Wie bekannt, schwillt das Epikotyl und namentlich das Hypokotyl von *Phaseolus multiflorus* im Sommer stark an und speichert eine Menge von Reservestoffen auf. Es vermag, wenn es im Winter vor Frost geschützt wird, im nächsten Frühjahr auszutreiben. Solche überwinterte Exemplare dienten zu dem ersten Versuch. Sie kamen im April in eine im Zimmer stehende Dunkelkiste, deren Temperatur im Laufe des Tages stieg und Nachts abnahm. Anfang Mai war an dem entknospten und decapitirten Spross ein schönes, grosses, gut reagirendes Blatt gebildet, das erst Mitte Juni zu Grunde ging, nachdem es die ganze Zeit im völlig dunkeln Raum gelebt hatte. Aehnlich verhielt sich ein anderes Blatt an einem zweiten gleich behandelten Exemplar; es starb erst gegen Ende Juni ab.

An diesem Blatt wurde der Winkel, den das Endblättchen mit dem Blattstiel bildet, gemessen und wie folgt gefunden:

13. Mai:		14. Mai:		15. Mai:	
—		—		7h 30'	90°
—		9h 30'	100°	9h 30'	90°
—		10h 45'	120°	10h 30'	120°
—		11h 15'	125°	11h 30'	130°
12h 30'	110°	12h 30'	140°	1h 30'	150°
—		2h 30'	160°	—	

13. Mai:		14. Mai:		15. Mai:	
—		3^h 50'	170°	4^h	150°
4^h	150°	4^h 50'	160°	—	
5^h 20'	130°	6^h	120°	6^h 30'	110°
—		7^h	100°	—	
8^h 30'	90°	9^h	100°	—	
—		11^h 15'	100°	—	

Versuch 2. Es wurde der gleiche Winkel wie in Versuch 1 an zwei etiolirten, im Dunkeln befindlichen Blättern gemessen. Diese Blätter waren am Ende einer am Licht befindlichen grünen Pflanze entstanden. Gleichzeitig wurde die Temperatur registrirt.

	Temperatur	Blatt 1	Blatt 2
22. Juni:			
9^h 40'	22,5° C.	150°	140°
11^h	23 „	170°	150°
1^h	24 „	160°	140°
3^h	26 „	160°	140°
4^h	26 „	150°	140°
7^h	23,5 „	140°	110°
23. Juni:			
9^h	21 ° C.	160°	150°
3^h	26,5 „	200°	180°
7^h	24,5 „	170°	150°
24. Juni:			
7^h 45'	21 ° C.	165°	125°
10^h	22 „	180°	150°
12^h 15'	24,5 „	180°	150°
2^h 40'	26,5 „	190°	170°
5^h 45'	25,5 „	160°	135°
9^h	24 „	140°	120°

In ähnlicher Weise setzten die Blätter noch lange Zeit ihre Bewegungen fort.

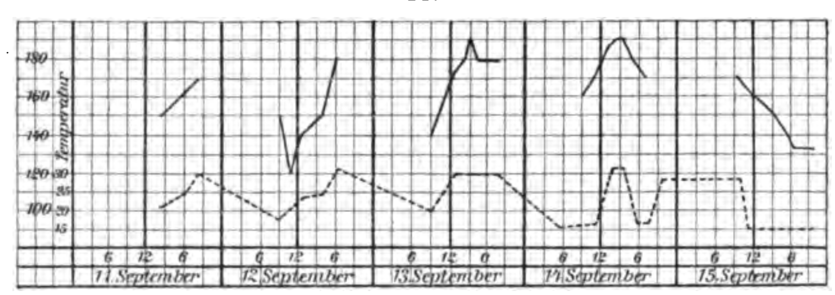
Die beiden Versuche zeigen zunächst, dass die Blätter im Dunkeln sich des Morgens erheben, Nachmittags oder gegen Abend sich senken. Versuch 2 weist auf die Temperatur als bewirkende Ursache dieser periodischen Bewegung hin; im Grossen und Ganzen findet bei steigender Temperatur Hebung, bei fallender Senkung des Blattes statt. Die wenigen Fälle, wo der Gang der Temperatur und des Blattes nicht zusammen stimmen, erklären sich zur Genüge aus Nachwirkungserscheinungen. Solche sind überaus leicht zu constatiren, wenn man ein Blatt, das Tage oder Wochen lang in eben geschilderter Weise sich bewegt hat, weiterhin in constanter Temperatur hält; die Anführung genauer Daten ist unnöthig, da der folgende Versuch auch über die Nachwirkungen Aufschluss giebt.

Versuch 3 wurde ausgeführt, um die Abhängigkeit der Bewegungen von der Temperatur im Einzelnen zu untersuchen. Es kamen zwei gleiche doppelwandige Blechkästen mit Temperaturregulirung zur Verwendung; in jedem war ein etiolirtes Blatt eingeführt, das von der ausserhalb befindlichen grünen Pflanze ernährt wurde. Bei günstigerem Wetter wären die Blätter grösser geworden und hätten vielleicht auch besser reagirt, doch genügen die Versuche allen Anforderungen, die man an sie stellen kann. Anstatt langer Zahlenreihen gebe ich Kurven, die viel übersichtlicher sind.

Die ausgezogenen Kurven p. 379 u. 380 geben den Winkel, den das Endblatt mit dem Blattstiel bildet, an; sie bilden eine unterbrochene Linie, weil des Nachts keine Beobachtungen angestellt wurden. Immerhin wird man durch geradlinige Verbindung der letzten Beobachtung am Abend mit der ersten am Morgen eine ziemlich genaue Vorstellung vom Bewegungsgang des Blattes in der Nacht bekommen. Die gestrichelte Linie bedeutet die Temperatur. Die Kurven bilden hier fortlaufende Linien, weil auch ohne directe Beobachtung der Gang der Temperatur in der Nacht bekannt war.



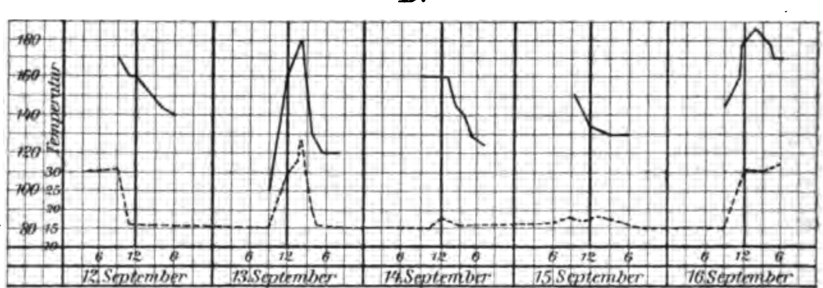
A.



Betrachten wir nun diese Kurven etwas näher. In Kurve *A* hebt sich das Blatt am 11. September Nachmittags mit steigender Temperatur. Am nächsten Morgen fährt es zunächst bei langsam steigender Temperatur fort sich zu senken, folgt aber später der steigenden Temperatur bis zum Abend. Am 13. September steigt es mit der Temperatur und fällt bei späterhin constanter hoher Temperatur zwar etwas, hält sich aber dann bis zum Abend auf 180°. Am 14. September haben wir Vormittags wieder den bisherigen Verlauf, Nachmittags erfolgt aber eine rapide Senkung des Blattes, da die Temperatur plötzlich fällt. Die Temperatur wird am gleichen Abend wieder gesteigert und die Nacht über constant gehalten (28° C.). Am 15. September folgt das Blatt einer starken

Senkung der Temperatur. — In Kurve *B* finden wir am 12. September ungefähr den gleichen Gang von Blatt und Temperatur wie am 15. September in Kurve *A*. Am 13. September haben wir der ausserordentlich starken Temperaturschwankung parallel eine rapide Hebung und ein rasches Sinken des Blattes. Bei constanter und niedriger Temperatur folgt dann mit abnehmender Amplitude am 14. und 15. September die Nachwirkungsbewegung der Kurve vom 13. September. Am 16. September zeigt sich paratonische Hebung, auf welche eine kleine, möglicher Weise noch als Nachwirkung zu deutende Senkung am Nachmittag eintritt.


B.



Die Versuche zeigen also, dass die früher in meinen Dunkelkisten beobachteten Temperaturschwankungen völlig genügen, die periodische Bewegung der Bohne im Dunkeln zu erklären. Ob aber so langsam stattfindende und geringe Temperaturänderungen wie in Versuch 2 schon genügen, um die ansehnliche Bewegung zu induciren, vermag ich nicht zu sagen, es können ja in genanntem Versuch auch Nachwirkungen vorliegen, indem entweder die Temperaturschwankungen an früheren Tagen grösser waren oder die Anfangs geringen Bewegungen durch Accumulation sich vergrössert haben.

Ganz die gleichen Ergebnisse wie bei *Phaseolus* haben Versuche mit etiolirten Blättern von *Acacia lophantha* ergeben. In den Morgenstunden, nachdem eben eine merkliche Temperatursteigerung eingetreten war, fingen die Blättchen an in Tagesstellung zu gehen und waren bald plan ausgebreitet. In dieser Stellung verblieben sie dann, bis in den Mittagsstunden gewöhnlich zwischen 2 und 4 Uhr die Temperatur sank, worauf allmählich Schluss der Blättchen eintrat. In anderen Fällen erfolgte auch kein völliges Oeffnen der Blättchen, sie wichen nur auf 120—150° auseinander. Es hätte keinen Zweck Einzelheiten anzuführen. An solchen etiolirten

Blättern gelingt auch durch Aenderung des Temperaturganges eine Verlegung der Oeffnungszeit der Blättchen, wie das seiner Zeit auch für *Mimosa* gezeigt wurde. Aber auch grüne Blätter, welche im Dunkeln bei constanter Temperatur mit grosser Regelmässigkeit ihre periodischen Bewegungen fortsetzen[1]), können durch Abkühlung am Tag und Erwärmung bei Nacht zu einer Verlegung der Oeffnungs- und Schliessungszeiten gezwungen werden. Dies zeigt der folgende Versuch, der freilich verunglückte, ehe der Erfolg ein vollkommener war. Doch auch so genügt er vollkommen zum Beweis des Gesagten.

Es wurden am 12. October die Gipfel zweier Acacien mit je einem grünen Blatt in die Dunkelheit eingeführt. Blatt *a* war gewiss schon seit Monaten erwachsen, Blatt *b* jünger, aber auch längst erwachsen. Beim Beginn des Versuches, Mittags 12 Uhr, war in der Kiste eine Temperatur von 30° C., die bis zum Abend auf 19° sank; von nun an wurde stets Nachts langsam erwärmt, von Morgens ab langsam gekühlt; die Extreme der Temperatur waren 16—20° C. einerseits, 26—30° C. andererseits. Am Nachmittag des ersten Versuchstages waren an beiden Blättern die Blättchen bis in die Nacht hinein geschlossen. Am Morgen des zweiten Tages fand ich um 9 Uhr einzelne Blättchen des Blattes *a* bis zu 150° geöffnet. Bei sinkender Temperatur waren sie schon um 10 Uhr nur noch höchstens halb geöffnet, schlossen sich aber später nicht völlig. Am Nachmittag fingen sie schon wieder an sich mehr zu öffnen und waren um 5 Uhr schon ganz plan, obwohl noch keine Temperatursteigerung erfolgte. Noch gegen 10 Uhr Abends waren sie voll geöffnet, während ausserhalb des Kastens schon um 6 Uhr die Blättchen ganz geschlossen sind. Auch in den folgenden Tagen kam es niemals zu einem völligen Schluss, und das Oeffnen trat immer schon vor dem Beginn der Temperatursteigerung ein. Dennoch war der Erfolg ein zweifelloser. In der Nacht vom 15. zum 16. October waren um 12 Uhr die Blättchen noch vollkommen ausgebreitet. Es kämpfen also bei diesem Blatt die paratonische Wirkung der Erwärmung mit der Nachwirkung der periodischen Bewegung, ohne dass erstere völlig siegt. Besser gelang die Ueberwindung der Nachwirkung bei dem jüngeren Blatt *b*, welches am 15. October Morgens 6 h 20′ noch auf 90° geöffnet vorgefunden wurde, dann mit der sinkenden Temperatur sich schloss, so dass es zwischen

1) Vergl. Pfeffer II, Kurven Taf. II und Sachs I (Ges. Abh., p. 103).

10 und 5 Uhr ganz geschlossen war. Um 6 Uhr Abends war es wieder auf 90—120° geöffnet, in der Nacht 9 Uhr völlig plan. Später setzten Unregelmässigkeiten in der Temperaturregulirung dem Versuch ein Ende. Ohne Zweifel würde man bei genügend jungen Blättern einen vollen Erfolg erzielen können, d. h. Oeffnen und Schliessen um zwölf Stunden verlegen können.

In diesen Versuchen mit *Acacia* wirkten wie auch in Versuch 3 mit *Phaseolus* recht ansehnliche Temperaturveränderungen auf die Blätter ein, doch hielten sie sich in den Grenzen, welche auch in der Natur vorkommen. Gewiss werden aber auch geringere Schwankungen schon empfunden und machen sich z. B. geltend, wenn sie mit Nachwirkungsbewegungen coincidiren. So ist die Thatsache zu verstehen, dass in meinen früheren Versuchen (I) grüne Blätter von *Acacia lophantha* manchmal mehr als 8 Tage im Dunkeln ihre periodische Bewegung fortsetzen konnten, während bei Pfeffer schon am vierten Tage im Dunkeln die Nachwirkungsbewegung so gut wie erloschen war; im Pfeffer'schen Versuch war eben die Temperatur fast constant, in meinem wurden durch den täglichen Temperaturgang fortgesetzt in dem Blatte Bewegungen inducirt, die mit der Nachwirkung gleichsinnig wirkten. Direct nachgewiesen habe ich das Eingreifen der Temperaturänderung auf die Nachwirkungsbewegung bei *Desmodium gyrans* und *Robinia Pseudacacia.* Zu dem Zweck wurde eine Pflanze von *Desmodium* in schlafendem Zustande aus dem Warmhaus Abends ³/₄6 Uhr in eine constante Temperatur von 13° C. gebracht, wo sie bis 12 Uhr Nachts verblieb. Dann kam sie in 18—19° C., ebenfalls im dunkeln Raum. Um 1 Uhr Nachts waren deutliche Hebungen der Blätter erfolgt, um 2 Uhr waren sie in voller Tagstellung. Zur gleichen Jahreszeit waren die *Desmodium*-Blätter im Warmhaus noch um 6 Uhr Morgens in Nachtstellung. Nöthig ist indessen eine solche Temperatursteigerung für die Ausführung der Nachwirkungsbewegung nicht, auch bei ganz constanter niedriger Temperatur sah ich im Dunkeln Tagstellung eintreten. Anders verhält sich *Robinia.* In zahlreichen Versuchen blieben die Blättchen von Pflanzen, welche die Nacht in constanter tiefer, wie hoher Temperatur zugebracht hatten, am nächsten Tag bei gleichbleibenden Verhältnissen in Schlafstellung. Nur durch sehr starke Temperaturerhöhung konnten sie im Dunkeln zu einer Erhebung, schliesslich sogar zur Planstellung gezwungen werden. Ich führe einige Beispiele an:

Versuch 1. Am 25. Mai Abends kommen drei Robinien in's Dunkle bei ca. 18 ° C. Am nächsten Morgen sind alle drei noch um 9 Uhr in Schlafstellung. Die eine Pflanze bleibt in 18 ° C. und öffnet ihre Blättchen den ganzen Tag nicht; die zweite kommt um 10 Uhr in 26 ° C. und ist von 11 bis 1 Uhr in Tagstellung, um 2 Uhr wieder in Nachtstellung, die dritte kommt um 10 Uhr in 31 ° C., sie geht schneller wie die zweite in Tagstellung und hat sich auch um 2 Uhr noch nicht verändert, doch schliesst sie sich im Laufe von einer Viertelstunde, nachdem sie jetzt auf 20 ° abgekühlt war.

Versuch 2 wurde gleichzeitig mit *Acacia* und *Mimosa* durchgeführt. Die auf letztere bezüglichen Beobachtungen erfahren durch spätere Besprechung ihre Erklärung. Im Folgenden bedeutet R *Robinia*; M *Mimosa*, t Temperatur; die Zahlen geben den Winkel der Blättchenpaare an.

8. Juni:

I	II	III
Abends R u. M in t = 18 ° C. constant für die Nacht	Abends R u. M in t = 14 ° C. constant	Abends R u. M in t = 32 ° C. constant

9. Juni:

I	II	III
den ganzen Tag über 18 ° C. R den ganzen Tag 0. M 9^h 180, so bis zum Abend	9^h, in t = 19 ° R 0 M 180 10^h 20', t = 25 ° R 0 M 180 10^h 50', t = 30 ° R 90 M 120 11^h 50', t = 30 ° R 120 M 90	9^h, t = 32 ° R 0 M 0 10^h, t = 25 ° R 0 M 0 12^h 30', t = 20 ° R 0 M 0 3^h, t = 20 ° R 0 M jüngstes Blatt 90 5^h 30', t = 20 ° R 0 M auch nächst älteres Blatt geöffnet

10. Juni:

M: . . . . 9^h, t = 18, Winkel 0; 11^h, t = 18, Winkel 180

R: Zeit . .	10^h	10^h 45'	11^h 15'	12^h 45'	3^h	3^h-10'	5^h	5^h 15'	7^h 30'
Temperatur	18	27	28	32	35	Abkühlung	18	Erwärmung	35
Winkel .	0	0	150	180	180		0		180

Der Versuch zeigt, dass *Robinia* im Dunkeln keine Nachwirkungsbewegungen ohne Temperatursteigerungen auszuführen vermag; dass sie aber durch Temperatursteigerungen, die bei *Mimosa* schon Schliessen bewirken können, unter Umständen sogar zweimal am Tage zum Oeffnen gezwungen werden kann. Etiolirte, bewegungsfähige Blätter konnte ich bisher bei *Robinia* nicht erziehen, wes-

halb über das Verhalten solcher keine Angaben gemacht werden können.

Aus dem Bisherigen folgt, dass bei *Phaseolus* und *Acacia* die Temperaturänderungen, wie sie in der Natur stattfinden, mit den Lichtschwankungen gleichsinnig auf die Blattbewegungen einwirken. Jedoch ist bei diesen Pflanzen das Licht bei Weitem der dominirende Factor, dessen Wirkung durch eine entgegengesetzte Temperaturänderung nicht gehemmt werden kann. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob solches etwa bei *Robinia* möglich ist.

Die bis jetzt besprochenen Blätter reagiren auf Temperaturwechsel in gleicher Weise wie die Blüthen, vorausgesetzt, dass derselbe nicht zu plötzlich eintritt. Für plötzliche Temperaturzunahme soll jetzt noch eine Wirkung auf die Blätter nachgewiesen werden, die derjenigen einer langsamen Steigerung gerade entgegengesetzt ist.

Einen diesbezüglichen Versuch mit *Acacia lophantha* habe ich schon früher (II, p. 47, Vers. XVII) mitgetheilt. Die Pflanze war die Nacht über in 14° C. gehalten und hatte im dunkeln Raum ohne Temperatursteigerung am nächsten Morgen ihre Blättchen zu voller Tagesstellung entfaltet. Nach einer raschen Steigerung der Temperatur auf 25° C. schlossen sich binnen zwei Stunden die Blättchen fast völlig, während sie ohne eine solche Erwärmung bis zum Abend offen geblieben wären. Aehnliche Versuche habe ich noch vielfach mit gleichem Resultate ausgeführt; ich führe nur einen an: Drei Pflanzen wurden mit schlafenden Blättern Abends in einen dunkeln Kellerraum von 8° C. gebracht, wo sie am andern Morgen um 10 Uhr alle ihre Blättchen ausgebreitet hatten. Nun blieb die eine derselben am gleichen Ort stehen und zeigte erst gegen 6 Uhr Abends Anfänge der Schliessbewegung; die zweite kam 10 h 30′ Morgens in 23° C.; die dritte zu gleicher Zeit in 29° C. Beide waren nach einer halben Stunde noch unverändert, aber um 11 h 45′ hatte die letztere völlig geschlossene Blättchen, bei der ersteren waren noch Oeffnungswinkel von 30° zu sehen; erst um 12 Uhr wurde auch bei ihr völliger Schluss der Blättchen constatirt.

Der Versuch gelingt bei energischer Temperatursteigerung, z. B. von 10° auf 30° C. auch am Licht. Wenigstens vorübergehend vermag die Temperatur die paratonische Wirkung diffusen Lichtes zu überwinden. Nach kürzerer oder längerer Zeit aber erfolgt bei gleichbleibender Temperatur wieder eine Oeffnungsbewegung der Blättchen.

Ansehnliche Bewegungen nach plötzlicher Temperaturerhöhung sind schon früher von Sachs (I) und Millardet (I) für die Mimose, von Pfeffer (II) für *Oxalis acetosella* und *Desmodium gyrans*, von Darwin (I) für *Averrhoa bilimbi* und neuerdings von Wilson (I) für *Melilotus* gefunden worden. Ich konnte ferner solche für *Biophytum sensitivum*, *Oxalis Deppei* und *Averrhoa Carambola* unter den Oxalideen, sowie für *Robinia Pseudacacia* und *Phaseolus multiflorus* unter den Leguminosen feststellen. Es fällt auf, dass diese Bewegungen der Richtung nach mit den durch intensives Licht verursachten sog. „paraheliotropischen" übereinstimmen; bei den Oxalideen tritt also Senkung ein, bei *Phaseolus* und *Robinia* Erhebung. Bei den zwei letztgenannten Pflanzen wird also die durch diffuses Licht oder mässige Temperatursteigerung eingeleitete Bewegung bei rascher Steigerung der Lichtintensität oder der Temperatur einfach fortgesetzt, man kann also keine sichere Grenze ziehen, wo die nyctitropische Wirkung des Lichtes aufhört und die paraheliotropische beginnt. Entsprechendes gilt für die Wirkung der Temperatursteigerung. Anders bei *Acacia* und *Mimosa*, wo durch starkes Licht und starke Temperatursteigerung die Wirkung schwachen Lichtes und schwacher Temperatursteigerung aufgehoben werden, indem eine entgegengesetzte Bewegung eingeleitet wird, die schliesslich zu einer der Nachtstellung äusserlich gleichenden Lage der Blättchen führt. Wie bei diesen Pflanzen durch Erhebung, so wirken bei den Oxalideen durch Senkung der Blättchen die gleichen Einflüsse äusserlich einer Verdunkelung ähnlich. Ich sage äusserlich, denn für gewisse Fälle ist durch Pfeffer nachgewiesen, dass bezüglich des mechanischen Zustandekommens die durch Dunkelheit und intensives Licht veranlassten Bewegungen total verschieden sind. Leider sind nun aber die paraheliotropischen Bewegungen noch lange nicht eingehend genug studirt und die durch plötzliche Temperatursteigerung erzielten sind es noch weniger. Somit ist es zur Zeit nicht wohl möglich, die Identität oder auch Aehnlichkeit beider näher zu begründen; es mag aber darauf hingewiesen werden, dass aus biologischen Gründen eine solche wahrscheinlich ist. Immerhin darf nicht unterlassen werden hervorzuheben, dass nach einigen Beobachtungen wenigstens für gewisse Pflanzen die Lichtrichtung bei den paraheliotropischen Bewegungen mitspielt, während natürlich von einer Richtung bei der Einwirkung der Temperatur keine Rede sein kann.

Sollte die hier als Vermuthung vorgetragene Anschauung von der gleichartigen Wirkung einer plötzlichen Steigerung der Temperatur und der Lichtintensität durch weitere Untersuchungen sicher gestellt werden, so wäre damit von Neuem dargethan, wie diese bei jeder Insolation gleichzeitig auf die Pflanze einwirkenden Agentien auch gleichsinnig den Pflanzenkörper beeinflussen, was bisher schon bei Richtungs- und Krümmungsbewegungen nachgewiesen werden konnte.

Nach meinen früheren Untersuchungen würde bei *Mimosa* Licht und Wärme nicht gleichsinnig auf die periodischen Bewegungen influiren, und da es unwahrscheinlich ist, dass diese Pflanze sich principiell verschieden von ihren nächsten Verwandten verhält, so soll jetzt zum Schluss noch auf ihr Verhalten etwas näher eingegangen werden. Leider vermag ich auch heute noch nicht, die früher schon aufgeworfenen Fragen völlig zu beantworten. Namentlich die mit etiolirten Blättern in bestimmter Temperatur im vergangenen Sommer ausgeführten Versuche sind theils in Folge der Witterungsungunst, theils auch wegen der primitiven Art der Wärmeregulation wenig erfreulich. So sind wir auf Beobachtungen an grünen Blättern angewiesen. Es kann nun gar keinem Zweifel unterliegen, dass jede einigermassen starke Temperatursteigerung diese Blätter sowohl am Licht wie im Dunkeln zum Schliessen veranlasst; in der Beziehung herrscht also volle Uebereinstimmung mit den anderen untersuchten beweglichen Blättern, nur ist *Mimosa* insofern wesentlich empfindlicher, als sie in kürzerer Zeit und auf geringere Temperaturdifferenzen reagirt. So wurde z. B. im Laufe von zwei Stunden völliger Blättchenschluss bei einer Mimose erzielt, die im Dunkeln in einer constanten Temperatur von 14° C. Tagstellung angenommen hatte und um 8 Uhr Morgens in 20° C. übergeführt war. In einem anderen Versuch waren die Blättchen von sechs Mimosen in 17° C. im Dunkeln aufgegangen und es wurden nun um 9½ Uhr Morgens zwei Pflanzen in 21,5° C., zwei andere in 24° C., die letzten in 30° C. gebracht. In 21,5° C. schliessen sich nur die jüngsten Blätter nach zwei Stunden, die älteren sind noch nach fünf Stunden halb offen; in 24° C. sind nach 1½ Stunden die jüngsten, nach drei Stunden alle Blätter geschlossen; schliesslich in 30° C. sind schon alle Blätter nach einer Stunde geschlossen. Dass etiolirte, dauernd im Dunkeln befindliche Blätter, wenn sie einmal geöffnet sind, in ganz gleicher Weise durch Temperatursteigerung zum Schliessen veranlasst werden

können, das geht aus den Angaben meiner früheren Arbeit mit Sicherheit hervor.

In Bezug auf die Wirkung der Erwärmung sind also alle Angaben meiner früheren Arbeit völlig richtig, wenn wir hinzufügen, dass es sich dabei stets um Erwärmungen gehandelt hat, die nach Analogie mit den anderen Pflanzen als starke oder plötzliche bezeichnet werden müssen. Mit der Constatirung der Wirkung der Erwärmung schien mir (II) dann die der Abkühlung von selbst gegeben, sie wurde als Ursache des Oeffnens betrachtet. Als Beweis für solche Wirkung der Abkühlung wurden folgende Beobachtungen betrachtet:

1. Junge, grüne Blätter gehen meist im Dunkeln bei constanter Temperatur gar nicht auf, wohl aber nach Abkühlung. Erfolgt die Abkühlung in der Nacht, so öffnen sich die Blätter am Morgen, erfolgt sie erst im Laufe des Vormittags, so tritt die Oeffnungsbewegung der Blätter erst am Nachmittag ein. Dabei fiel es allerdings auf, dass die postulirte Wirkung der Abkühlung oft so ausserordentlich lange auf sich warten liess, erst nach 6, 8 oder 9 Stunden auftrat. Die Beobachtungen selbst sind vollkommen richtig, werden jedoch nachher eine andere Erklärung finden.

2. Mehrfach wurde constatirt, dass die Oeffnung der Blättchen nicht mit der morgendlichen Erwärmung zusammenfiel. Die l. c. S. 30 angeführten Beobachtungen waren indess, wie schon damals erkannt wurde, alle an Blättern gemacht, die längere Zeit schon täglich gleichen Bedingungen ausgesetzt waren, bei denen also die Oeffnung gar nicht durch paratonische Wirkung von Erwärmung oder Abkühlung zu erfolgen brauchte, sondern einfache Nachwirkungserscheinung sein konnte. Auch den einzigen Versuch, in welchem mir früher Nachwirkung ausgeschlossen schien (Vers. XIV), beurtheile ich jetzt anders. Wenn ein grünes Blatt, wie in diesem Versuch, Nachts einer hohen Temperatur ausgesetzt wird und dann nach Abkühlung am Morgen im Laufe des Nachmittags die Blätter sich öffnen, so kann das doch eine Nachwirkung sein, die durch paratonische Wirkung der Abkühlung sich verspätet hat.

Zur Zeit sehe ich in keinem einzigen Versuchsergebniss meiner früheren Arbeit einen Einwand gegen meine jetzige Auffassung, nach welcher *Mimosa* in ihren von der Temperatur abhängigen Bewegungen durchaus mit anderen Blättern, also z. B. mit *Acacia lophantha* übereinstimmt. Sehen wir von der schon besprochenen Wirkung plötzlicher Temperatursteigerung ab, so würde also lang-

same Erwärmung Oeffnen, langsame Abkühlung Schliessen der Blättchen herbeiführen. Für eine solche Auffassung spricht vor allen Dingen der Umstand, dass die etiolirten Blätter in Dunkelkästen mit dem natürlichen täglichen Temperaturwechsel in den ersten Morgenstunden, d. h. im Allgemeinen mit Beginn der Temperatursteigerung aufgehen und dass sie — wenn sie durch Abkühlung oder durch rapide Temperatursteigerung in der Mittagszeit einmal geschlossen sind — im Laufe des Nachmittags und der Nacht bei gleichmässig fallender Temperatur sich nicht mehr öffnen. Zur Stütze meiner Anschauung führe ich folgende Versuche an:

Versuch 1.

Eine grüne Mimose wurde mit drei Blättern Abends in eine Dunkelkiste mit constanter Temperatur von 25° C. eingeführt. Am nächsten Morgen blieb das jüngste Blatt ganz geschlossen, die zwei älteren dagegen hatten sich auf etwa 90° geöffnet. Nun wurde 8 Uhr Morgens Abkühlung eingeleitet, die um 9 Uhr auf 18° C. führte; weiter sank dann die Temperatur noch bis 10 Uhr auf 17,7° C. und blieb so bis 12 Uhr; dann trat langsame Erwärmung ein: 12h 45′ 18° C., 2h 30′ 18° C., 3h 19° C., 3h 50′ 20° C. Die zwei halb geschlossenen Blätter waren um 9 Uhr ganz geschlossen und blieben so bis 12 Uhr. 12h 45′ fingen sie an aufzugehen, 2h 30′ waren sie auf 90° geöffnet und das jüngste Blatt zeigte die ersten Spuren der Oeffnung; 3h 50′ haben alle drei Blätter völlig plan ausgebreitete Blättchen.

Versuch 2.

a) Ein Mimosengipfel mit einem grünen Blatt wird Nachmittags in einen dunklen Wärmkasten eingeführt, dessen Temperatur von 30° C. während der Nacht bis Morgens 4 Uhr auf 20° C. sinkt. Nachdem nun die Temperatur um einen halben Grad erhöht war, fängt das Blatt sofort an sich zu öffnen.

b) Ein ähnlicher Versuch; die Abkühlung wird von 34° C. am Nachmittag bis zu 18,8° C. am nächsten Morgen 6h 30′ fortgeführt. Um 7h 30′ waren bei 19,2° C. die ersten Spuren des Erwachens zu bemerken, und um 8h 30′ war das Blatt bei 20° C. plan.

c) Wird aber die Abkühlung noch weiter in den Morgen hinein fortgesetzt, so öffnet sich schliesslich das Blatt auch ohne Erwärmung, die Nachwirkung überwindet die paratonische Wirkung

der Abkühlung (vgl. Vers. IX am 3. September in meiner früheren Arbeit II, p. 41 und ebenda p. 30, Vers. vom 11. October).

d) Wird die Temperaturabnahme nicht in der Nacht, sondern erst am Morgen eingeleitet, so kann die durch Nachwirkung erfolgende Oeffnung sogar auf den Nachmittag verschoben werden, so z. B. in meinem Versuch XIV (l. c., p. 45). Weil in diesem Versuch die Oeffnung zu einer Tageszeit erfolgt, in welcher sonst Schliessen stattfindet, glaubte ich früher, wie p. 387 unten, besprochen, es sei hier Nachwirkung ausgeschlossen. Meine jetzige Ansicht von der zeitlichen Verlegung der Nachwirkung scheint mir jedoch richtiger zu sein.

Die angeführten Versuche zeigen also, dass die Oeffnung der Blätter am Morgen durch Temperaturabnahme verzögert, durch Steigerung verfrüht werden kann. Nach unserer jetzigen Auffassung liegt also die Wirkung der Abkühlung im Schliessen der Blättchen — diese können sich nach der Abkühlung entweder durch Nachwirkung öffnen oder durch ganz geringe Temperatursteigerung. Damit kommen wir noch auf einen Punkt, der erwähnenswerth ist. Die Wirkung der Temperaturerniedrigung liegt nicht nur darin, dass sie die Blätter zum Schliessen bringt, sondern sie erleichtert auch das Oeffnen. In vielen Versuchen trat ungemein deutlich hervor wie nach einer energischen Temperaturherabsetzung eine kleine Erwärmung die Blätter aus der Schlafstellung in vollkommene Tagstellung überführt, während die gleiche Steigerung ohne vorhergehende Kühlung gar keinen Erfolg hatte. Genau das Entsprechende hat Oltmanns (I, p. 44) bei der Wirkung der Verdunkelung für die Oeffnung der Blüthen gefunden und in die Worte formulirt: „Dunkelheit ist die Vorbedingung für die Lichtöffnung."

Gerade weil die Blätter nach der Abkühlung so empfindlich für Erwärmung sind, konnte ich bis jetzt an etiolirten Blättern meine Anschauung noch nicht beweisen, denn wenn solche nach einer einzigen Abkühlung in „constanter" Temperatur sich öffneten, so ist eben hervorzuheben, dass die Art der Temperaturregulirung fortwährende Oscillationen von etwa 0,5—1° mit sich brachte; es kann also sehr wohl sein, dass die dabei auf die Blätter einwirkenden Erwärmungen, so geringfügig sie auch waren, die Oeffnung veranlassten.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so finden wir: im Dunkeln erfolgt auf Abkühlung Schluss, auf langsame Erwärmung Oeffnen der Blättchen, rasche Erwärmung dagegen bewirkt ebenfalls Schluss.

Es liegt nun die Frage nahe, ob etwa rasche Abkühlung anders wirke als langsame. Versuche, welche in dieser Richtung unternommen wurden, haben in keinem Falle eine Oeffnungsbewegung durch raschen Temperaturabfall ergeben, wohl aber ein sehr rasches Schliessen, das bei *Mimosa* durch Abkühlung von 28° C. auf 16° C. oder von 21° C. auf 11° C. sogar am Licht eintreten konnte, aber entsprechend den bei rascher Erwärmung beobachteten Erscheinungen wenigstens am Vormittag nur kurze Zeit anhielt.

Die Anschauungen, welche hier auseinandergesetzt wurden, können nur dann exact bewiesen werden, wenn es gelingt, in ganz constanter Temperatur etiolirte Blätter zu erziehen, die völlig frei von Nachwirkungen sind, und wenn die Temperatur späterhin bei den Versuchen vollkommener regulirt werden kann, als es mir möglich war.

Literatur.

Darwin I. Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Stuttgart 1881.

Hofmeister I. Ueber die Mechanik der Reizbewegungen von Pflanzentheilen. (Flora 1862, p. 497 u. ff.)

Jost I. Ueber die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit. (Jahrb. f. wiss. Botanik, XXVII, 1895.)

— II. Ueber die periodischen Bewegungen der Blätter von *Mimosa pudica* im dunkeln Raum. (Botan. Zeitung 1897.)

Millardet I. Nouvelles recherches sur la tension. (Mém. Soc. Strasbg. VI, 1869.)

Oltmanns I. Ueber das Oeffnen und Schliessen der Blüthen. (Botan. Zeitung 1895.)

Pfeffer I. Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873.

— II. Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875.

— III. Einleitende Betrachtungen zu einer Physiologie des Stoff- und Kraftwechsels. Leipzig 1897.

Sachs I. Die vorübergehenden Starrezustände etc. (Flora 1863; ges. Abhdlg., Bd. I, Leipzig 1892.)

Schilling I. Der Einfluss von Bewegungshemmungen auf die Arbeitsleistungen der Blattgelenke von *Mimosa pudica*. Jena 1895.

Schwendener I. Die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*. (Sitzungsber. d. K. pr. Akademie, Berlin 1897.)

True I. On the influence of sudden changes of turgor and of temperature on growth. (Annals of botany, vol. IX.)

Vöchting I. Die Bewegungen der Blüthen und Früchte. Bonn 1882.

Wilson I. Preliminary Observations on the Movements of the leaves of *Melilotus alba* and other plants. (Botan. Contrib. Univ. Pennsylvania, vol. I.)

Ueber Blüthen-Anomalien.

Statistische, morphologische und experimentelle Untersuchungen.

Von

Hermann Vöchting.

Mit Tafel IX—XIV und 1 Textfigur.

In zwei früheren Arbeiten versuchte der Verfasser dieser Zeilen, in den Complex von Ursachen einzudringen, der die Gestalt der Blüthen bewirkt. Die erste[1]) beschäftigte sich mit der Zygomorphie, hauptsächlich mit der Form, die von der Wirkung der Schwerkraft abhängig ist und als Zygomorphie der Lage bezeichnet wurde. Der zweite[2]) behandelte den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen, besonders der kleistogamen. Gegenstand des vorliegenden dritten Aufsatzes bilden Blüthen-Anomalien, in erster Linie die Pelorien.

Dem Ziel, die Ursachen aufzudecken, welche die abnormalen Gestalten bewirken, kann man sich auf verschiedenen Wegen nähern. Der erste besteht in einer vergleichenden Untersuchung der Stellungsverhältnisse und der Ordnung, in der die Glieder der normalen und abnormalen Formen angelegt werden. Ist der Ort der Glieder von massgebender Bedeutung und handelt es sich dabei stets um Anschluss an die voraufgegangenen, dann darf man erwarten, dass der abnormalen Gestalt besondere Stellung und besonderer Anschluss eigen sein und dass diese uns einen Schlüssel zum Verständniss der abweichenden Bildung geben werden. Die Anomalien stellen sonach einen trefflichen Prüfstein für die Theorie dar. Dieser Theil der Untersuchung ist entwickelungsgeschichtlicher Natur.

---

1) H. Vöchting, Ueber Zygomorphie und deren Ursachen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVII, Berlin 1886, p. 297 ff.

2) H. Vöchting, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen. Ibid., Bd. XXV, Berlin 1893, p. 149 ff.

Auf dem zweiten Wege versucht man die Ursachen der Anomalien durch das Experiment festzustellen; man versucht die Bildung der abweichenden Formen künstlich herbeizuführen und die sie bewirkenden nächsten Ursachen direct zu bestimmen.

Nach den beiden eben angedeuteten Richtungen wurde die Untersuchung ausgeführt. Was die Ergebnisse anlangt, so sind die der entwickelungsgeschichtlichen Arbeit, die wir in der Hauptsache als abgeschlossen betrachten, im Nachfolgenden vollständig mitgetheilt. Dasselbe gilt jedoch nicht von den auf experimentellem Wege gewonnenen. Bekanntlich gelang es Peyritsch[1]), bei zahlreichen Arten, die besonders den Valerianeen angehören, durch Infection mit *Phytoptus* Blatt- und Blüthen-Anomalien hervorzurufen. Unser Ziel war dahin gerichtet, dasselbe Ergebniss ohne Infection durch Parasiten herbeizuführen. Dies wurde erreicht und zwar auf verschiedene Weise. Durch ein Verfahren gelang es, die Bildung abnormaler Blüthengestalten regelmässig, wenn auch in wechselndem Procentsatz, zu veranlassen; die Abweichungen selbst erstreckten sich hauptsächlich auf das Androeceum und Gynaeceum und sind vielleicht als Rückschläge auf die typische Form aufzufassen. Daneben traten Pelorien und partielle Füllungen der Blüthen auf. Auf einem zweiten Wege wurden neben Hemmungsbildungen ebenfalls wirkliche Anomalien gewonnen. Von diesen Untersuchungen enthält der vorliegende Aufsatz nur einen Theil; der grössere und wichtigere kann erst in der folgenden Arbeit mitgetheilt werden.

Allein noch eine andere Untersuchung war zu erledigen, die man gewissermassen als Vorarbeit für den entwickelungsgeschichtlichen und experimentellen Theil betrachten kann. Ueber die verschiedenen Anomalien hat sich im Laufe der Zeit eine Literatur von ungeheurem Umfange gebildet. Der grossen Mehrzahl nach beschränken sich die Arbeiten auf die blosse Beschreibung der abweichenden Formen. In einer geringeren Zahl von Untersuchungen, darunter solchen von hohem Verdienste, wird die Deutung der Anomalien, ihr Zusammenhang mit den normalen Gestalten, versucht. Jedermann weiss, welchen Werth zahlreiche Morphologen den Bildungsabweichungen für das Verständniss der normalen Formen früher beilegten und heute noch beilegen.

---

1) J. Peyritsch, Ueber künstliche Erzeugung von gefüllten Blüthen und anderen Bildungsabweichungen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl., 'VII, Abth. I, Oct. 1888.

In keiner der vorhandenen Arbeiten aber ist versucht worden, das zahlenmässige Verhältniss der Anomalien einer Art unter sich und zwischen ihnen und der normalen Form festzustellen. Und es ist wohl begreiflich, dass dies nicht geschehen. Im Allgemeinen treten Anomalien in der Natur so sporadisch auf, tragen so sehr den Charakter des Zufälligen [1]), dass man beim ersten Blick wenig geneigt sein mag, in ihrem Erscheinen eine bestimmte Gesetzmässigkeit zu suchen. Man wird daran am wenigsten in den Fällen denken, in denen die Bildungsabweichungen durch die Einwirkung von Parasiten hervorgerufen werden. Hier scheint Alles vom Zufall beherrscht zu sein. Ein tieferes Eindringen in den Reichthum von Anomalien aber, den einzelne Arten darbieten, führt bald zu der Ueberzeugung, dass sich hinter der scheinbaren Regellosigkeit gesetzmässige Beziehungen verbergen. Der grösste Theil der Anomalien lässt sich auf die Combination einer beschränkten Zahl von Elementen zurückführen, und überall, wo dies der Fall, dürfen wir Gesetzmässigkeit voraussetzen. Von diesem Gedanken geleitet, nahmen wir die Untersuchung auf.

Aus dem bisher Gesagten ergiebt sich die Eintheilung unserer Arbeit. Sie zerfällt in einen statistischen, entwickelungsgeschichtlichen und experimentellen Theil, dem sich ein vierter, einige allgemeine Erörterungen enthaltend, anschliessen wird.

Eine Untersuchung, die den verschiedenen eben angedeuteten Fragen gerecht werden soll, kann nur an einem besonders geeigneten Object ausgeführt werden. Nach allerlei einleitenden Beobachtungen wurde zu *Linaria spuria* Mill. gegriffen, einer Art aus der Gattung, die seit dem vorigen Jahrhundert in der Teratologie eine besondere Rolle spielt. Es schien, als eigne sie sich für unsere verschiedenen Zwecke, eine Vermuthung, die sich durch die Untersuchung vollkommen bestätigte. Auf sie bezieht sich daher das Meiste in unserer nachfolgenden Darstellung, und wir halten es für unerlässlich, einige einleitende Bemerkungen über diese Pflanze vorauszusenden.

Linaria spuria Mill.

Linaria spuria gehört zu den wenigen Arten, die, wie man aus den verschiedenen Angaben entnehmen kann, an allen Orten ihres

1) „Anomalien stellen sich jeder Zeit als Zufälligkeiten dar. Eine beständige, gleichförmig wiederkehrende habituelle Verbildung ist daher etwas rein Erdachtes.“ — A. Moquin-Tandon, Pflanzen-Teratologie. Uebersetzt von J. C. Schauer, Berlin 1842, p. 20. Mir steht leider nur die Uebersetzung zu Gebote.

Verbreitungsbezirkes beständig Anomalien hervorbringt. Sie ist in deren Erzeugung reicher als ihre Schwesterart *L. vulgaris*, die hier und da abnormale Blüthen in grosser Zahl bildet, sonst aber, wie wir selbst erfahren, unter Tausenden von typischen Blüthen nur vereinzelt abnormale darbietet.

Auf eine Aufzählung aller in der Literatur vorhandenen Angaben über die Blüthen-Anomalien unserer Art dürfen wir hier verzichten und einfach auf die Zusammenstellung in dem Werke Penzig's[1]) verweisen. Nur der ersten und der, soweit uns bekannt, letzten Arbeit sei hier gedacht.

Die erste ist von historischem Interesse. Sie stammt aus dem Jahre 1755 und hat J. R. Stehelin[2]) zum Verfasser. Der Baseler Botaniker beobachtete im September 1751, also neun Jahre nach der Entdeckung der Pelorien der *Linaria vulgaris* durch Zioeberg[3]), auf Feldern in der Nähe seiner Vaterstadt sowohl Pelorien als auch Formen, die er als Uebergänge der gewöhnlichen Blüthen zu den Pelorien betrachtet. Die beschriebene und abgebildete Pelorie ist in Kelch, Krone und Androeceum 5zählig und besitzt fünf Sporne; das Habitus-Bild stellt sie als Achselspross dar. Die übrigen von Stehelin wahrgenommenen Formen waren: 1. eine vierzählige des Sporns völlig entbehrende Blüthe mit zweiblättriger Ober- und zweiblättriger Unterlippe; 2. eine 5zählige Blüthe mit 1 Blatt als Ober- und 4 als Unterlippe, deren zwei mittlere gespornt waren; 3. eine 6zählige Blüthe mit zweiblättriger Ober- und vierblättriger Unterlippe, die ebenfalls zwei Sporne besass; 4. eine 5zählige Pelorie, die aber Andeutung von Zygomorphie zeigte und 5. eine 6zählige vollständige Pelorie[4]). — Ausserdem wurden noch mehrere 4zählige Kelche und ein 6-zähliger solcher Blüthen beobachtet, deren Kronen abgefallen waren.

Besonders hervorzuheben ist noch Folgendes. In der berühmten Dissertation Linné's „*Peloria*" war die Frage erörtert worden, ob nicht die Pelorie ein aus der Verbindung der *Linaria*

1) O. Penzig, Pflanzen-Teratologie, 2. Bd., Genua 1894, p. 193.

2) J. R. Stehelin, Observatio botanica de floribus Peloriae nascentibus in Elatine foliis subrotundis C. B. Acta helvetica, Vol. II, Basileae 1755, p. 25 ff., Tab. IV.

3) C. Linnaeus, Peloria. Amoenitates academicae, Holmiae et Lipsiae 1749, Vol. I, p. 55 ff.

4) Wie wir später sehen werden, waren die von Stehelin beobachteten Anomalien gerade diejenigen, von denen man nach den Regeln der Wahrscheinlichkeits-Rechnung annehmen darf, dass sie ihm am ersten begegnen konnten.

mit einer unbekannten Pflanze hervorgegangener Bastard sei. Gmelin hatte in einem Briefe an Linné die bestimmte Ansicht geäussert, dass durch solche Verbindungen neue Arten entstehen könnten. Gegen diese Ansicht wendet sich Stehelin, soweit sie die Pelorien betrifft. Durch die Vergleichung der Formen sucht er zu beweisen, dass die Pelorien ihren Ursprung von den Linarien nehmen. Bei der Erörterung der Gründe kommt er auch auf das fünfte Staubblatt und bemerkt[1]): „Quod autem ad stamen illud quintum attinet, quod in Peloria accedit, ipsius rudimentum jam in Elatines flore praesto est. Nam inter labium floris superius et germen, ex infima parte labii superioris, exit rudimentum staminis, vel potius filamentum anthera destitutum, lineam unam, vel unam cum dimidia longum, plerumque uncinatum. Simile rudimentum, sed longe minus observatur quoque in *Linaria vulgari* et *Cymbalaria* uti primo edoctus fui ex litteris Perillustris Gmelini, et postea hasce plantas lustrans, illud nunquam deesse comperi." In einer Randbemerkung wird der Brief Gmelin's mitgetheilt. Es heisst darin: „Staminis quinti rudimenta adsunt in omnibus quas adhuc investigavi Linariae speciebus, in ipsa etiam vulgatissima specie, quae in Peloriam abire solet."

Hiernach hat also Stehelin das fünfte Staubblatt in den Blüthen unserer Art, Gmelin dagegen dieses Gebilde bei allen von ihm untersuchten Arten der Gattung *Linaria* zuerst wahrgenommen. Wie oft ist dieses fünfte Staubblatt seit jenen Tagen von Neuem entdeckt worden?

Von dem ersten unsere *Linaria* behandelnden Aufsatze wenden wir uns zum letzten, der ihr ebenfalls ausschliesslich gewidmet ist. In der Arbeit Petry's[2]) wird die grosse Zahl der bei *L. spuria* vorkommenden Blüthen-Anomalien eingehend beschrieben. Zu den schon bekannten Formen, — auf die Beobachtungen seiner Vorgänger nimmt Petry keine Rücksicht, — fügt er eine beträchtliche Anzahl neuer, unterscheidet bestimmt zwischen Anomalien der gewöhnlichen Lippenblüthe und den eigentlichen Pelorien und zwischen häufig und selten vorkommenden Abweichungen. Als häufig auftretende zygomorphe Anomalien beschreibt er die Formen: f. ecalcarata mit zweiblättriger Ober- und Unterlippe, ohne Sporn;

---

1) l. c., p. 30.

2) H. Petry, Blüthenabweichungen bei *Linaria spuria* Mill. Deutsche botan. Monatsschrift, 10. Jahrg., Arnstadt 1892, p. 44—49.

f. bicalcarata mit einblättriger Ober- und vierblättriger Unterlippe und zwei Spornen. Als selten vorhanden werden bezeichnet die Formen: f. tricalcarata mit drei Spornen, eintheiliger Ober- und fünftheiliger Unterlippe; f. quadricalcarata mit vier Spornen und fünfblättriger Unterlippe, Oberlippe fehlend; f. quinquecalcarata, wie vorige, aber mit fünf Spornen; f. senicalcarata mit sechstheiliger Unterlippe und sechs Spornen, ohne Unterlippe. — Die sämmtlichen Formen mit Ausnahme der ersten betrachtet Petry als Uebergänge von der normalen Blüthe zur Pelorie.

Von den Pelorien wird angegeben, dass sie in der Regel pentamer, häufig tetramer, selten hexamer seien; auch eine dreitheilige Form wurde beobachtet, die aber im Uebrigen die Merkmale der viergliedrigen Pelorien aufwies.

Die Aufzählung der Einzelheiten in der Petry'schen Arbeit dürfen wir hier unterlassen. Den von ihm beschriebenen Formen konnten nur wenige hinzugefügt werden, und seine Angaben in quantitativer Hinsicht bilden einen willkommenen Anhaltspunkt für unsere später zu ziehenden Schlüsse.

Der über die morphologische Bedeutung und Entstehung der Pelorien im Allgemeinen geäusserten Ansichten wird später gedacht werden.

Um nun zu unserer Blüthe selbst überzugehen, so darf deren normale Form als bekannt vorausgesetzt werden. Zum Ueberfluss sei daran erinnert, dass zwei purpurartig gefärbte Zipfel der Krone die Ober-, drei gelbe Zipfel die Unterlippe bilden. Aus dem mittleren und unteren Blatte geht an der Basis ein langer, nach vorn gebogener Sporn hervor. (Vergl. Taf. IX, Fig. 1 u. 2.) Diese Gestalt ändert sich aber gegen Ende der Blüthezeit häufig in eigenthümlicher Weise. Es entstehen rechts und links vom Sporn zwei Hügel, die bald kurz und stumpf sind, bald länger und mehr zugespitzt werden, bald kurze und selbst längere Sporne darstellen. Blüthen mit solchen Gebilden wurden unter den normalen in grosser Zahl beobachtet. In den Fig. 3 u. 4 auf Taf. IX ist die Ansicht der Ansatzstelle der Krone normaler Formen nach der Ablösung vom Blüthenboden, in den Fig. 5—11, sowie in den Knospenbildern Fig. 12—14 dagegen eine Reihe der eben besprochenen Aenderungen in verschiedenen Ansichten gegeben. Die Zeichnungen dieser abweichenden Gestalten wurden nach Objecten hergestellt, die am 9. und 10. November 1894 gesammelt worden

waren. Durch welche Ursachen diese secundären Spornbildungen bewirkt werden, vermögen wir nicht zu sagen. Vielleicht kommen die äussern Lebensbedingungen dabei in Betracht. Es sei hierbei auf die merkwürdigen spornlosen Hemmungsbildungen hingewiesen, die schon in unserer früheren Arbeit beschrieben wurden.

In unseren im Nachfolgenden besprochenen Zählungen spielen die eben erwähnten, in später Jahreszeit auftretenden Aenderungen im Sporn-Apparat keine Rolle.

Auf die Erörterung der zahlreichen feinen individuellen Unterschiede, die die einzelnen Blüthen aufweisen, brauchen wir hier nicht einzutreten. Hinsichtlich der verschiedenen kleistogamen Formen dürfen wir uns, wie vorhin, auf das in jenem Aufsatze Gesagte berufen.

Neben der normalen Blüthe kommt nun eine ausserordentliche Zahl von Anomalien vor, die sowohl die Taktik als die Plastik betreffen.

Was zunächst die Taktik anlangt, so sind die Zahlenverhältnisse der Blüthe veränderlich. Im Mittelpunkte steht die normale 5-Zahl. Auf sie folgen nach unten Blüthen mit 4-, 3- und 2-Zahl, nach oben solche mit 6-, 7-, 8-, 9- und 10-Zahl. Zu den beiden letzten ist jedoch zu bemerken, dass sie meistens wohl durch die Verwachsung zweier Blüthen entstehen. — Kelch, Krone und Androeceum weisen gewöhnlich die gleiche Gliederzahl auf, doch kommt es bei den Blüthen mit abnormalem Zahlenverhältniss nicht selten vor, dass der Kelch um ein Glied reicher ist als die Krone, oder dass umgekehrt diese die höhere Zahl aufweist.

Mannigfaltiger sind die plastischen Verschiedenheiten. Hier finden wir vor Allem die beiden Grundformen, die normale zygomorphe und die regelmässige 5zählige Blüthe, die Pelorie, jene mit einem, diese mit fünf Spornen. Beide Formen zeigen mannigfaltige Abweichungen; bei beiden finden sich verschiedene Zahlenverhältnisse.

Betrachten wir zunächst die zygomorphen Gestalten. Neben der normalen Form treten selten solche mit drei Spornen oder solche ohne alle Sporne auf, Formen, die, wenn man von kleinen Ungleichheiten in der Spornlänge absieht, symmetrisch gebaut sind. Häufiger kommen Asymmetrien vor, die darin bestehen, dass neben dem mittleren Sporn ein mehr oder minder langer seitlicher gebildet wird. Wichtiger als diese sind die Verschiedenheiten, die in dem Verhältniss zwischen Ober- und Unterlippe auftreten. Ausser

dem normalen Verhältniss mit zwei Blättern der Ober- und drei Blättern der Unterlippe kommt nicht selten die Abweichung vor, in der die Oberlippe aus einer, die Unterlippe aus vier Blättern besteht (Taf. IX, Fig. 34 und 35, untere und obere Ansicht zweier solcher Blüthen, dazu die Seitenansicht einer dritten, Fig. 36). Sind die zwei mittleren gespornt, wie es gewöhnlich der Fall ist, so hat die ganze Blüthe symmetrische Gestalt, fehlt ein Sporn oder treten drei Sporne auf, so wird die Form asymmetrisch. — Eine weitere, aber ungleich seltenere Abweichung wird dadurch gebildet, dass drei Blätter zur Ober-, zwei zur Unterlippe zusammentreten.

Was eben über die fünfzählige zygomorphe Blüthe, die Ordnung der Glieder zur Ober- und Unterlippe, die Symmetrie und Asymmetrie in der Gestaltung, gesagt wurde, könnte mutatis mutandis bei der 6- und 7zähligen wiederholt werden. Wir unterlassen dies und verweisen auf unsere bald zu besprechenden Tabellen.

Auch auf die zygomorphen Blüthen mit unter-normalen Zahlen gehen wir hier nicht näher ein. Bemerkt sei nur, dass bei der 4zähligen Blüthe mit zwei Blättern als Ober- und zwei als Unterlippe die letztere gewöhnlich keinen Sporn führt. Neben dieser symmetrischen Form kommen aber wieder asymmetrische vor, in denen ein Sporn von wechselnder Länge gebildet wird.

Werfen wir nun einen Blick auf die Pelorien. Von der am häufigsten vorkommenden Form mit gerader Kronröhre, fünf annähernd gleichmässig ausgebildeten Kronzipfeln, fünf gleichen Spornen und fünf der Röhre entspringenden Staubblättern giebt es mannigfache Abweichungen. Nicht selten fehlen ein, zwei, drei oder selbst vier Sporne; in anderen Fällen sind zwar sämmtliche Sporne vorhanden, theilweise aber nach dem Innern der Kronröhre gewandt, ja selbst bei allen kann sich diese Eigenthümlichkeit zeigen. Sehr ungleich ist die Länge der Sporne. Bald nur kurze Ansätze von gleicher oder ungleicher Länge bildend, entwickeln sie sich bald bis zu halber Länge der Kronröhre und manchmal noch weiter. Auch der Ort der Sporne ist verschieden. Gewöhnlich entspringen sie in einiger Höhe über dem Röhrenansatz; daneben kommt es aber auch, wenngleich selten, vor, dass sie unmittelbar über der Basis stehen. — Die Kronröhre ist in der Regel gerade, erfährt nicht selten aber an oder dicht über der Spornansatzstelle eine mehr oder minder weit gehende, nach oben concave Krümmung. Ist diese stärker, dann wenden sich die Sporne gewöhnlich nach

der Unterseite, ja sie können sämmtlich dieser Seite entspringen. Daneben beobachtet man aber auch, dass sich an solchen Röhren die Sporne der Oberseite nicht entwickeln, dass deren nur die Unterseite in wechselnder Zahl führt. Hand in Hand mit der Krümmung, die man allein schon als eine Neigung zum Zygomorphwerden der Kronen betrachten kann, geht zuweilen eine Umgestaltung des Saumes: zwei Zipfel ordnen sich zu einer Ober-, drei zu einer Unterlippe. Tritt zur Orientirung der Blättchen noch eine röthliche oder gar rothe Färbung der beiden oberen, so wird die Dorsiventralität noch deutlicher. Wir wollen jedoch zu bemerken nicht unterlassen, dass der Saum sich auch bei völlig gerader Kronröhre in der angedeuteten Weise gestalten kann. Der Grad dieser Ausbildung ist sehr ungleich; zwischen einer leisen Andeutung von Zygomorphie bis zu deutlich ausgebildeter Form beobachtet man eine Reihe von Uebergängen. — In den Fig. 15—33 und 37—38 auf Taf. IX ist eine Anzahl der verschiedenen Pelorien-Formen wiedergegeben, die man nebst der Figurenerklärung mit dem Angeführten vergleichen wolle.

Besonderer Erwähnung bedürfen die Pelorien, deren Kronröhre ihrer ganzen Länge nach gespalten ist, wobei die Rissseite gewöhnlich nach oben sieht (Taf. IX, Fig. 40, die Blüthe von unten betrachtet). Wie die ungleichen Spannungen, die zum Riss führen, zu Stande kommen, konnte nicht festgestellt werden. Vielleicht hängen auch sie, wenigstens in manchen Fällen, mit einer Neigung zu zygomorpher Ausbildung zusammen. In anderen ist die Spaltung der Krone mit deren Verwachsung mit dem Kelche und mit partieller Metamorphose zum Kelche verbunden und hier liegt offenbar in dieser Verbindung die Ursache des Risses.

Auf die gegebenen kurzen Andeutungen über den Blüthenbau unserer Art wollen wir uns beschränken und hinsichtlich alles Weiteren auf die Tabellen verweisen.

I. Statistische Untersuchung.

Unsere statistische Arbeit zerfällt in einen ersten, mehr einleitenden und einen zweiten, den Hauptabschnitt. Die Beobachtungen und Zählungen zum ersten wurden im Herbst 1894, die zum zweiten in den Jahren 1895 und 1896 angestellt.

Die Untersuchung des ersten Jahres war zunächst auf die Pelorien gerichtet. Es handelte sich um ihre Formen, ihre Stellung

im Verzweigungssystem und ferner um ihre Verbreitung an den Stöcken. Hierbei ergab sich ein Einblick in die übrigen Anomalien, ein Umstand, der veranlasste, die Untersuchung auch auf sie auszudehnen. Als das Beobachtungs-Material im Winter verarbeitet wurde, fand sich jedoch, dass es erst dann zu weiteren Schlüssen brauchbar sein werde, wenn auch das bis dahin nicht berücksichtigte Zahlenverhältniss aller Anomalien zu den normalen Blüthen festgestellt sei. Es wurde daher beschlossen, die Arbeit mit der erweiterten Aufgabe im folgenden Jahre wieder aufzunehmen. Dies geschah; wegen der grossen Zahlen aber, die gewonnen werden mussten, gelangte sie erst im dritten Jahre zum Abschluss.

Ueber die Ergebnisse der Arbeit des ersten Jahres soll hier nur kurz berichtet werden.

Es wurden beobachtet 155 Pelorien, die sich in folgender Weise gruppirten:

	Zahl der Pelorien	Auf 1000 berechnet
5zählige . . .	126	812,90
6zählige . . .	18	116,12
4zählige . . .	11	70,98
	155	1000,00

Von den 155 Pelorien waren 102 Terminal-Blüthen und 53 Achselsprosse. Die letzteren vertheilten sich auf die drei Formen in folgender Art:

Zahl der Achselsprosse unter 126 5zähligen Pelorien 49 = 38,88%
„ „ „ „ 11 4zähligen „ 3 = 27,27%
„ „ „ „ 18 6zähligen „ 1 = 5,55%

Von diesen Verhältnissen wird das in der oberen Reihe gegebene dem wirklichen nahe kommen, das zweite wegen der Kleinheit der Zahl weniger sicher sein, das dritte endlich einen noch weniger sicheren Näherungswerth darstellen. Doch dürfen wir mit Bestimmtheit aus diesen Zahlen schliessen, erstens, dass etwas mehr als der dritte Theil aller 5zähligen Pelorien aus Achselknospen hervorgeht; zweitens, dass sich unter den 4zähligen Pelorien der vierte bis dritte Theil aus Achselknospen entwickelt; drittens, dass die 6zähligen Pelorien gewöhnlich Terminal-Blüthen darstellen.

Der Umstand, dass die 6zähligen, d. h. mit über-normaler Zahl von Gliedern versehenen, Pelorien fast immer endständig sind, erinnert an die oft beschriebenen End-Pelorien der *Digitalis purpurea*, deren Krone aus zehn und mehr Gliedern zusammengesetzt ist.

Während die Pelorien hiernach sowohl end- als achselständig sind, haben die zygomorphen Blüthen[1]) fast ausschliesslich seitliche Stellung in der Blattachsel. Nur zwei Ausnahmen wurden beobachtet. Im einen Falle nahm eine Blüthe mit $\frac{2}{3}$ und zwei Spornen, im anderen eine solche mit $\frac{2}{4}$ und zwei Spornen das Ende eines kurzen Sprosses ein. Beide waren also abnormal gebaut; endständige normale zygomorphe Blüthen wurden bisher niemals wahrgenommen.

Die Zahl der zygomorphen Anomalien, die ausser den Pelorien beobachtet wurden, beträgt 126. Ihre Vertheilung auf die verschiedenen Formen zeigt Tab. VI, die aber erst später im Zusammenhange mit anderen Zahlen erörtert werden soll.

Besonders hervorgehoben sei jedoch, dass die mitgetheilten Zahlen sich nicht benutzen lassen, um daraus das Verhältniss zwischen den Pelorien und den übrigen Anomalien festzustellen. Die Zählung der letzteren begann später, als die der ersteren; jene sind daher in verhältnissmässig grösserer Zahl vorhanden, als diese.

Bestimmt wurde ferner, wie erwähnt, die Zahl der Anomalien tragenden Stöcke. Es fand sich, dass jeder dritte Stock eine oder mehrere Anomalien überhaupt, jeder sechste eine oder mehrere Pelorien aufwies. Was die einzelnen Stöcke anlangt, so führten die mit mehr als einer Anomalie entweder nur solche einer Art, d. h. nur Pelorien oder zygomorphe Abweichungen, oder es kamen die beiderlei Bildungen gemischt vor. Die Zahl der Anomalien am einzelnen Stock ist sehr veränderlich. Den Ausschlag giebt hierbei stets die im Stock ruhende Disposition, Anomalien hervorzubringen, und da diese Disposition sehr verschieden ist, so ist die Zahl der Abweichungen sowohl an kleinen wie an grossen Stöcken entsprechend. Ueber einzelne, besonders hohe Zahlen von Anomalien, die an Kulturobjecten beobachtet wurden, wird im zweiten Theile der Arbeit berichtet werden. Dort findet man auch die näheren Angaben über den Ort der Anomalien im Verzweigungs-System.

---

1) Da es möglich ist, dass der statistische Theil dieser Arbeit auch von Nichtbotanikern benutzt wird, so sei in Rücksicht auf diese bemerkt, dass im Nachfolgenden die Gestalt der bilateral-symmetrischen, der zygomorphen, Blüthen gewöhnlich einfach durch einen Bruch bezeichnet wird, in dem der Zähler die Zahl der Blätter der Oberlippe, der Nenner die der Unterlippe angiebt.

Wir gelangen damit zu den Zählungen der zwei letzten Jahre. Diesem wichtigeren Theile unserer Arbeit seien einige nothwendige Bemerkungen über die beim Zählen befolgten Regeln vorausgesandt.

Die nunmehr gestellte Aufgabe lautete: In welchem Zahlenverhältniss stehen die verschiedenen Anomalien zur normalen Blüthenform und zugleich unter sich selbst? Damit in nahem Zusammenhange steht die weitere Frage: Ist die relative Häufigkeit der Anomalien an verschiedenen Orten gleich oder ungleich? Und endlich die letzte: Ist das Verhältniss zwischen den normalen und abnormalen Blüthen der Zeit nach constant, ist es in den aufeinander folgenden Jahren gleich oder ungleich?

Bei der Beantwortung dieser Fragen wurde von der Zahl der Stöcke gänzlich abgesehen und lediglich die der Blüthenformen bestimmt. Da hierbei aber hauptsächlich die Krone in Betracht kommt, so wurde sie allein berücksichtigt, sowohl was die Gestalt, als die Zahlenverhältnisse angeht. In der grossen Mehrzahl der Fälle hat der Kelch die gleiche und nur in einer kleinen Minderzahl eine grössere oder geringere Zahl von Gliedern. Um die Summe der gezählten Abweichungen nicht noch zu vermehren, wurden diese Anomalien nicht besonders aufgeführt. Dasselbe gilt von den Staubblättern, deren Zahl mit der der Kronblätter gewöhnlich übereinstimmt, jedoch davon auch abweichen kann. Man trug nun in die Tabellen alle geöffneten Blüthen und alle der Entfaltung nahen Knospen ein, deren Bau sich sicher feststellen liess[1]). Bei der grossen Mehrzahl bot die Bestimmung keinerlei Schwierigkeit. Neben den specifisch ausgebildeten Gestalten der einzelnen Gruppen kommen aber, wie schon angedeutet, auch solche vor, die an der Grenze der Gruppen stehen. Hier bedurfte es bestimmter Entscheidungen, die für die wichtigeren Formen in folgender Weise getroffen wurden.

Zu den Pelorien wurden ausser den in allen Theilen der Blüthe actinomorphen Gestalten auch noch die gerechnet, welche bei vorwiegend pelorischer Form Andeutung von Zygomorphie erkennen lassen, die gebogene oder geknickte Kronröhre haben, deren Sporne nach der Unterseite gewandt sind oder denen selbst die Sporne der Oberseite fehlen. Auch die wurden zu den Pelorien gezählt, deren lange Kronröhre mit Zipfeln besetzt ist, die nach zygo-

1) Die Zählungen selbst wurden sämmtlich vom Verfasser ausgeführt.

morpher Gestaltung streben, wie die in den Fig. 18, 20, 21, 24 u. 25 auf Taf. IX dargestellten Formen. Alle diese Gestalten zeigen in der Hauptsache die Eigenschaften der actinomorphen Blüthen und sind diesen daher zuzugesellen. Kam aber einmal eine der selteneren Formen vor, bei denen sich eine Entscheidung über ihre Zugehörigkeit nicht treffen liess, wie die in Fig. 23, Taf. IX abgebildete, dann wurde sie in die Gruppe der Anomalien von unbestimmter Art gestellt.

Die der Länge nach gespaltenen Pelorien wurden von den übrigen gesondert und zu eigener Gruppe vereinigt.

Zwischen den Blüthen, bei denen ein Blatt die Ober-, vier Blätter die Unterlippe bilden, und der normalen zygomorphen Form kommen hier und da Mittelbildungen vor. Sie bestehen darin, dass der eine Zipfel der Oberlippe mehr oder weniger nach der einen Seite verschoben erscheint, seine rothe Farbe aber noch ganz oder doch theilweise behält. Mit einer solchen, selbst nur geringen Verschiebung, kann schon die Bildung eines kleinen Spornes neben dem normalen auf der Unterseite verbunden sein. Nun kann aber die Verschiebung des Zipfels soweit gehen, dass er halb der Ober-, halb der Unterlippe angehört und endlich noch weiter, so dass er ganz auf der Unterseite steht, von den drei andern Zipfeln aber noch durch eine kleine Lücke getrennt ist. Die Farbe des Blättchens erweist sich dabei als veränderlich, entspricht aber gewöhnlich der Seite, auf der es steht; bei denen, die halb der Ober-, halb der Unterlippe angehören, kann sich auch in der Farbe der beiden Hälften die Mittelstellung aussprechen. Blüthen mit solchen grösseren Verschiebungen des einen Zipfels der Oberlippe bilden gewöhnlich einen zweiten Sporn, der sich an Grösse nur wenig von dem normalen unterscheidet. — Bei der Zählung nun wurden die Formen, bei denen zwei Blättchen entschieden der Ober-, drei der Unterseite angehörten, zu den normalen Blüthen mit $\frac{2}{3}$ gerechnet, auch wenn sie von diesen durch die vorhin erwähnten kleinen Unterschiede abwichen. Und entsprechend stellten wir die Formen, in denen das eine obere Blatt deutlich auf die Unterseite verschoben war, zu den Blüthen mit $\frac{1}{4}$, auch wenn die Färbung des Zipfels und die Sporne den Uebergang erkennen liessen.

Konnte dagegen keine bestimmte Entscheidung über die Zugehörigkeit des Blättchens zur Ober- oder Unterseite getroffen werden, dann erhielt die Form ihren Platz in der Gruppe mit der Ueberschrift: Anomalien sonstiger Art.

Die eben für die Blüthen mit $\frac{2}{3}$ und $\frac{1}{4}$ angegebene Regel wurde in allen den Fällen befolgt, in denen ähnliche Verhältnisse auftreten, wie zwischen den Blüthen mit $\frac{1}{5}$, $\frac{2}{4}$ u. s. w. Es sei dies hiermit ein für allemal bemerkt.

Genaue Beachtung verdient die Zahl der Sporne, weil sich in ihnen die Symmetrie und Asymmetrie besonders deutlich ausspricht. Da aber die Sporne sehr ungleich lang sind, so bedarf es für die Zählung fester Bestimmungen. Sporne, die bloss als Ansätze vorhanden waren, wie in den Fig. 12 und 13 auf Taf. IX, wurden nicht gezählt. Sobald sie dagegen etwa $\frac{1}{3}$ der Länge eines normalen Spornes oder mehr erreichten, wurden sie diesem gleich gerechnet.

Soviel über die Methode der Zählung. Das Material, das zu den Zählungen benutzt wurde, entstammte vier Orten:

1. einer Anzahl zusammenhängender grosser Getreidefelder, der Gemeinde Waldhausen bei Tübingen gehörend und vor dem Bebenhäuser Walde gelegen;
2. Getreidefeldern unterhalb der Eberhardhöhe bei Tübingen, von geringerem Umfange, als die vorigen und von ihnen in gerader Linie 15—20 Minuten entfernt;
3. einigen kleineren Getreidefeldern im sogenannten Elysium bei Tübingen, von den vorigen weiter entfernt und durch grosse Obstpflanzungen getrennt;
4. einem Felder-Complex des Gutes Schönenberg, das an einem Jura-Ausläufer in der Nähe des Dorfes Pratteln bei Basel gelegen ist.

An den an erster und vierter Stelle genannten Orten wächst die Pflanze zu Tausenden und konnte in beliebiger Menge gesammelt werden. In geringerer Zahl, aber theilweise in stattlichen Exemplaren, war sie am zweiten und dritten Orte vorhanden. Hier wurde ungefähr alles genommen, was sich an Stöcken fand, während man an den ersten Orten mit Vorliebe die Stellen aufsuchte, wo die Pflanzen am dichtesten standen. Dass dabei im Uebrigen keine Wahl herrschte, brauchen wir kaum besonders zu bemerken. Sie wurden genommen, wie sie sich boten, kleine und grosse in wechselnder Folge. Beim Zählen wurde so verfahren, dass man zunächst jedesmal das Ergebniss eines Tages für sich nahm und schliesslich die Summe aller Zahlen für den einzelnen Ort zusammen stellte.

Bei den Zählungen der einzelnen Tage ergaben sich die Verhältnisse, wie sie bei statistischen Aufnahmen in der Regel auftreten. Es wechselt erstens die Zahl der Anomalien im Ganzen, ihr Verhältniss zur normalen Form, zweitens das Verhältniss der Anomalien unter sich. Die Zählung des einen Tages lieferte z. B. mehr Pelorien, die des andern mehr Blüthen mit dem Verhältniss $\frac{1}{4}$. Erst eine grössere Summe von Bestimmungen führt zu Zahlen, die als annähernd constant zu betrachten sind. Nach diesen Vorbemerkungen gehen wir zu unsern Zahlen selbst über und beginnen mit der

Zahl der Anomalien an den verschiedenen Orten.

A. Material von den Waldhäuser Feldern. Herbst 1895 (Tab. I)[1].

Zahl der untersuchten Blüthen im Ganzen . .	20347
„ „ Anomalien im Ganzen	636
Zahl der Anomalien auf 1000 berechnet. . .	31,25

B. Material aus dem Elysium. Herbst 1895 (Tab. II).

Zahl der untersuchten Blüthen im Ganzen . .	5000
„ „ Anomalien im Ganzen.	296
Zahl der Anomalien auf 1000 berechnet. . .	59,20

C. Material vom Schönenberge. Herbst 1895 (Tab. III).

Zahl der untersuchten Blüthen im Ganzen . .	12305
„ „ Anomalien im Ganzen	704
Zahl der Anomalien auf 1000 berechnet. . .	57,21

D. Material von der Eberhardhöhe. Herbst 1896 (Tab. V).

Zahl der untersuchten Blüthen im Ganzen . .	15053
„ „ Anomalien im Ganzen	578
Zahl der Anomalien auf 1000 berechnet. . .	38,39

Die Zahlen unter A, B und C wurden, wie angegeben, im Jahre 1895, die unter D erst im Herbst 1896 gewonnen. Aus später

1) Das im Herbst 1896 auf diesen Feldern gesammelte Material, in Tab. IV zusammengestellt, wurde hier nicht herbeigezogen, da die relative Zahl der Anomalien mit der des vorhergehenden Jahres fast vollständig übereinstimmte.

anzuführenden Gründen dürfen wir aber die letzteren mit den ersteren ohne Bedenken vergleichen.

Die den Feldern im Elysium entnommenen Pflanzen waren demnach am reichsten an Anomalien, sie wiesen deren 5,9 %, also fast 6 % auf. Ihnen nahe standen die auf dem Schönenberge gesammelten mit 5,7 %. Die geringste Zahl von Abweichungen fand sich an dem Material von den Waldhäuser Feldern, sie betrug hier nur 3,1 %, während sie an den Pflanzen von der Eberhardhöhe auf 3,8 % stieg. — Die Zahl der Anomalien bewegt sich also zwischen 3,1 % und 5,9 %. Der grösste Unterschied beträgt 2,8 % und ist für die niedrigen Grenzen beträchtlich.

Nun ist aber wohl zu bedenken, dass diesen Verhältnisszahlen verschiedene Werthe zukommen, da sie aus ungleichen Summen gewonnen wurden. Nach einem Satze der Wahrscheinlichkeitsrechnung[1]) ist die Genauigkeit der Resultate proportional den Quadratwurzeln aus den Zahlen der Beobachtungen. Die vorhin angeführten Zahlen und ihre Quadratwurzeln sind der Grösse nach geordnet.

Zahl der Beobachtungen	Quadratwurzeln
5000	70,717
12305	110,928
15053	122,690
20347	142,643

Die Genauigkeit der Ergebnisse unserer Zählungen verhält sich also annähernd wie die Zahlen

7 : 11 : 12 : 14.

Der Unterschied zwischen den beiden mittleren Zahlen ist so gering, dass man ihn unbeachtet lassen und daher annehmen darf, dass die Verschiedenheit in der Zahl der Anomalien, die an dem

1) Auf die Ableitung der hier und im Folgenden benutzten Sätze aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung kann, wie sich von selbst versteht, an diesem Orte nicht eingegangen werden. Sie findet sich in den Schriften:

G. Hagen, Grundzüge der Wahrscheinlichkeits-Rechnung. 2. Aufl. Berlin 1867.

J. Bertrand, Calcul des Probabilités. Paris 1889.

A. Quetelet, Lettres sur la Théorie des Probabilités. Bruxelles 1846.

S.-F. Lacroix, Traité élémentaire du Calcul des Probabilités. 4. Ed. Paris 1864.

Material vom Schönenberge und dem von der Eberhardhöhe beobachtet wurden, den wirklichen Werthen annähernd entspricht. Die Summe der Anomalien am ersten Orte war also um etwa $\frac{1}{8}$ grösser, als die am zweiten.

Vergleichen wir nun die beiden am weitesten von einander verschiedenen Beobachtungszahlen, die erste und vierte. Wie die Wurzeln zeigen, gewährt die Zahl der Anomalien von den Feldern des Elysium nur die Hälfte der Sicherheit, die den Abweichungen von den Waldhäuser Feldern zukommt. Es steht daher der Annahme nichts im Wege, dass, wenn man am ersten Orte hätte, wie am zweiten, 20000 Beobachtungen machen können, der Unterschied in der Zahl der Anomalien geringer geworden oder selbst verschwunden wäre. Die nähere Betrachtung der Beobachtungszahlen, die an dem Material von den Waldhäuser Feldern gewonnen wurden, verleiht dieser Annahme jedoch nur geringe Wahrscheinlichkeit. Theilt man nämlich die Zahlen der Tabelle I in Gruppen von ungefähr 5000 und berechnet die Zahl der Anomalien, so sieht man alsbald, dass die Abweichungen in diesen Summen bei Weitem nicht so gross sind, als sie wahrscheinlich sein würden, wenn die fragliche Annahme zutreffen sollte. Es wurden vier Gruppen gebildet, die erste aus den zwei ersten Reihen, die zweite aus der dritten und vierten, die dritte aus der fünften und sechsten, und die vierte endlich aus der siebenten und achten Reihe. Diese Gruppen enthalten in der angegebenen Folge die Zahlen

5669 5395 5378 3905

Die diesen Gruppen angehörenden Anomalien sind der Reihe nach auf 1000

37,21 33,54 30,68 20,23

Die Gruppe mit der höchsten Zahl von Anomalien, mit 37,21 auf 1000, weicht noch um 22 von der Zahl 59,20 ab; und die Abweichungen dieser Zahlen untereinander und vom Mittelwerthe halten sich in bedeutend geringeren Grenzen, als sie vorhanden sein sollten, wenn man daraus eine Stütze für jene Annahme ableiten wollte. Es ist daher wahrscheinlich, dass die aus der Zählung der 5000 Blüthen sich ergebende Anomalien-Zahl sich höchstens so weit vom Mittelwerthe entfernt, wie die höchste der vorhin angeführten Zahlen von ihrem Mittelwerthe.

Die eben angestellten Erwägungen über das Verhältniss der ersten und vierten unserer Zahlen gelten aber mutatis mutandis auch für das Verhältniss jeder dieser Zahlen zu den beiden übrigen und brauchen daher nicht wiederholt zu werden.

Es ergiebt sich sonach aus Allem, dass die Summe der Anomalien an den verschiedenen Standorten der Pflanze innerhalb gewisser Grenzen variirt, dass sie an den vier von uns untersuchten Orten ungefähr zwischen 3 % und 6 % schwankt.

Beachtenswerth ist die Thatsache, dass die Zahl der Anomalien auf den Feldern des Schönenberges bei Basel fast gleich ist der, die auf den Feldern des Elysium bei Tübingen beobachtet wurde, und dass die grössten Unterschiede sich auf den Feldern um Tübingen fanden. Es wäre in hohem Maasse erwünscht, wenn noch an anderen Orten des weiten Verbreitungsbezirkes unserer Pflanze den unsrigen ähnliche Zählungen angestellt würden, wenn man feststellte, ob die für das Tübinger und Baseler Material ermittelten Anomalien-Zahlen allgemeine Geltung haben, oder ob sie überschritten werden. Ein weiterer Grund, weshalb solche Zählungen die Mühe lohnten, wird später berührt werden.

Verhältniss der Anomalien unter sich und zur normalen Form.

Betrachtet man nunmehr die einzelnen Bestandtheile der Tabellen, so gewahrt man die wichtige Thatsache, dass gewisse Anomalien stets am häufigsten vorkommen, so die 5zähligen Pelorien, die Blüthen mit $\frac{1}{4}$ und 2 Spornen, während andere, wie die Formen mit $\frac{1}{5}$ und 3 Spornen, die 4zähligen Pelorien nur wenig, und wieder andere, wie die 3zähligen Blüthen, nur ausnahmsweise auftreten. Einige Beispiele mögen dies genauer zeigen.

Unter 1000 Blüthen finden sich

auf Tabelle	5zählige Pelorien	Blüthen mit $\frac{1}{4}$ u. 2 Spornen
I . . .	10,95	11,84
II . . .	30,00	18,00
III . . .	17,96	23,73
IV . . .	12,07	6,53
V . . .	7,10	8,56

auf Tabelle	Blüthen mit $\frac{1}{5}$ u. 3 Spornen	Blüthen mit $\frac{2}{4}$ u. 2 Spornen
I . . .	1,03	1,27
II . . .	0,40	0,00
III . . .	2,51	3,16
IV . . .	0,22	0,99
V . . .	0,46	1,26

Wie man sieht, tritt die einzelne Form in den Tabellen in ungleicher Zahl auf, doch bewegt sie sich stets innerhalb hoher Grenzen, wie die beiden oberen, oder innerhalb niedriger, wie die beiden unteren. Auch bei diesen Zahlen ist wohl zu beachten, dass sie, weil aus verschieden hohen Beobachtungszahlen gewonnen, nur in bedingter Weise zu vergleichen sind. Besonders gilt dies von den beiden letzten Reihen. Den Grad der Richtigkeit der einzelnen Zahlen zu prüfen, wie es vorhin bei den Summen der Anomalien an den verschiedenen Orten geschah, schien hier nicht erforderlich zu sein.

In den oben angeführten vier Reihen sind die am weitesten von einander entfernten Zahlen durch Mittelglieder verbunden, und es sind die grössten Glieder drei-, vier-, höchstens sechsmal so gross als die kleinsten. In ähnlicher Weise verhalten sich die Reihen, welche die übrigen Formen bilden. Eine Ausnahme stellt nur die Form $\frac{2}{2}$ dar, die deshalb erwähnt werden muss.

Von ihr finden sich unter 1000 Blüthen

auf Tabelle	
I . . .	0,88
II . . .	1,40
III . . .	0,32
IV . . .	5,31
V . . .	7,83

Hier sind also drei niedrige neben zwei hohen Gliedern ohne Vermittelung vorhanden, und es beträgt die grösste Zahl mehr als das 24fache der kleinsten. Es ist dabei zu beobachten, dass die ersteren dem Jahre 1895, die letzteren 1896 angehören. Wie wir später zeigen werden, wird durch diese Ungleichheit die Gesammtzahl der Anomalien nicht verändert.

Um genauere Kenntniss der relativen Häufigkeit der einzelnen Anomalien zu erlangen, verschmelzen wir nunmehr die fünf Tabellen zu einer einzigen (Tab. VII). Die Zahl aller untersuchten Blüthen beträgt 61736, wovon 2512 Anomalien. Die obere Reihe giebt die absoluten Zahlen der einzelnen Formen, die untere deren Vorkommen auf 1000 berechnet. Auf 1000 Blüthen kommen sonach 959,32 normale und 40,68 abnormale, also 4,1 %.

Ein vergleichender Blick auf die Tabelle lehrt, dass zwei Anomalien in den Vordergrund treten, die 5zählige Pelorie und die Blüthe mit $\frac{1}{4}$ und zwei Spornen; beide sind mit fast genau gleichen Zahlen vorhanden, mit 13,12 und 13,13 auf 1000. Die folgenden Abweichungen finden sich gleich in beträchtlich geringerer Menge; die Form $\frac{2}{3}$ mit 3,15 und die Form $\frac{2}{3}$ mit zwei Spornen mit 2,31 auf 1000. Von den nun sich anschliessenden Gestalten treten $\frac{2}{4}$ mit zwei Spornen und $\frac{1}{5}$ mit drei Spornen nur mit 1,53 und 1,02 unter 1000 auf, indess alle weiteren nicht einmal diese Zahlen erreichen.

Wir wollen nun zur Betrachtung der einzelnen Verhältnisse übergehen und zunächst ausschliesslich die Blüthenzahlen in's Auge fassen, von der Plastik vorläufig absehend. Durch Addition der zusammengehörenden Gruppen erhalten wir die obere der beiden folgenden Reihen, durch Reduction der Zahlen auf 1000 die untere.

Blüthen

2 zählige	3 zählige	4 zählige	5 zählige	6 zählige	7 zählige	8 zählige
1	6	283	61060	221	9	1
0,016	0,097	4,59	991,53	3,58	0,14	0,016

Die Zahlen 9 und 10, bloss bei den Pelorien vorkommend, haben wir nicht eingetragen, obwohl sie beobachtet wurden. In einzelnen Fällen waren diese Blüthen sicher aus der Verwachsung zweier hervorgegangen; in andern, wie der in Fig. 22, Taf. IX dargestellten, war dies zwar nicht wahrzunehmen, aber man konnte doch die Frage aufwerfen, ob sie nicht zusammengesetzt seien. Aus diesem Grunde wurden sie der Reihe nicht zugefügt. Die angeführte, eine 8zählige Blüthe, machte durchaus den Eindruck einer einheitlichen Form.

Die eben gegebene Zahlenreihe gewährt das Bild einer fast symmetrischen Kurve, die bei der 5 Zahl ein sehr hohes Maximum besitzt, von da aus nach beiden Seiten rasch abfällt und bei der 2- und 8-Zahl in die x-Axe einmündet (Taf. XIV, Kurve 1).

a) Zygomorphe Blüthen.

Nachdem wir die Häufigkeit der verschiedenen Blüthenzahlen festgestellt haben, soll nunmehr die grosse Tabelle in ihre einzelnen Bestandtheile aufgelöst und mit der näheren Untersuchung der zygomorphen Formen begonnen werden. Es sei zunächst deren numerisches Verhältniss bei den einzelnen Blüthenzahlen bestimmt. Durch Addition der Formen mit gleicher Zahl erhält man die obere der beiden folgenden Reihen; die untere giebt wieder die Berechnung auf 1000 an.

Zygomorphe Formen bei den verschiedenen Blüthenzahlen

2 zählige	3 zählige	4 zählige	5 zählige	6 zählige	7 zählige	8 zählige
0	4	240	60250	169	7	0
0	0,06	3,95	993,07	2,78	0,11	0

Diese Zahlen-Kurve weicht, wie ein Blick lehrt, nur wenig von der im Vorigen mitgetheilten allgemeinen Kurve ab. Sie unterscheidet sich nur dadurch, dass sie noch etwas steiler ist als jene, und auf beiden Seiten um eine Zahl früher in die x-Axe einmündet. Mit ihr zu vergleichen ist die später darzustellende Kurve der Pelorien (Taf. XIV, Kurve 2).

Unsere weitere Aufgabe sei die Untersuchung der Combinationen, in denen bei den verschiedenen Blüthenzahlen die Ober- und Unterlippe an der Bildung der zygomorphen Blüthen betheiligt sind. Man hat danach in bekannter Weise die Elemente in zwei Klassen zu ordnen, deren einer die Blätter der Ober-, deren anderer die der Unterlippe angehören. Jene bilden im Nachfolgenden die Zahlen über, diese die unter dem horizontalen Strich. Die Zahl unter der Combination giebt die Summe der beobachteten Fälle an. Die Zahl der Sporne kommt bei dieser Zusammenstellung nicht in Betracht. Wir geben zuerst die ganze Tabelle und knüpfen dann einige Bemerkungen an deren einzelne Bestandtheile.

Combinationen der zygomorphen Blüthen mit

3 Gliedern:	$\frac{1}{2}$	$\frac{2}{1}$	
	2	2	
4 Gliedern:	$\frac{1}{3}$	$\frac{2}{2}$	$\frac{3}{1}$
	45	195	0

5 Gliedern:	$\frac{1}{4}$	$\frac{2}{3}$	$\frac{3}{2}$	$\frac{4}{1}$		
	846	59393	11	0		
6 Gliedern:	$\frac{1}{5}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{4}{2}$	$\frac{5}{1}$	
	67	99	3	0	0	
7 Gliedern:	$\frac{1}{6}$	$\frac{2}{5}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{4}{3}$	$\frac{5}{2}$	$\frac{6}{1}$
	0	5	2	0	0	0

3zählige Formen. Die zwei möglichen Combinationen sind beide als grosse Seltenheiten vorhanden, und zwar in gleicher Zahl. Im Hinblick auf die alsbald zu besprechenden Verhältnisse hätte man zwar erwarten dürfen, dass die Form $\frac{1}{2}$ häufiger auftrete als die Form $\frac{2}{1}$. Wahrscheinlich ist dies auch thatsächlich der Fall, aber erst bei einer noch grösseren Summe von Zählungen sichtbar.

4zählige Formen. Von den drei möglichen Combinationen findet man in den Tabellen von 1895 und 1896 nur zwei, die dritte wurde jedoch einmal im Jahre 1894 beobachtet. Von den beiden ersten ist die mit $\frac{2}{2}$ um mehr als viermal reicher vertreten, als die mit $\frac{1}{3}$.

5zählige Formen. Hier sind vier Combinationen möglich, die drei ersten thatsächlich vorhanden und nur die vierte fehlend. Die mittlere unter jenen stellt die normale Blüthe dar, deren Zahl ausserordentlich überwiegt, aber auch die Form $\frac{1}{4}$ ist in beträchtlicher Menge vorhanden. Selten ist die Form $\frac{3}{2}$. Die Combination $\frac{4}{1}$ wurde nicht beobachtet, doch ist ihre Existenz nicht zu bezweifeln, da sie bei *L. vulgaris* unter allerdings besonderen Kultur-Bedingungen auftrat.

6zählige Formen. Von den fünf möglichen Combinationen wurden nur die drei ersten wahrgenommen. Am häufigsten kommt das Verhältniss $\frac{2}{4}$ vor; daran schliesst sich, auch noch mit beträchtlicher Zahl, die Form $\frac{1}{5}$ und, jedoch als sehr selten, die Combination $\frac{3}{3}$. Die beiden Glieder $\frac{4}{2}$ und $\frac{5}{1}$ fehlen.

7zählige Formen. Hier sind von den sechs denkbaren nur die zweite und dritte Combination als Seltenheit vorhanden.

Die vergleichende Betrachtung der Tabellen ergiebt, dass jede Reihe von Combinationen mit Ausnahme der ersten eine Kurve mit einem Maximum darstellt. Dieses selbst hat mittlere Stellung und findet sich bei den 5- und 6zähligen Blüthen da, wo die Oberlippe weniger Glieder enthält als die Unterlippe, wo aber der

Unterschied nicht mehr als 1 bis 2, höchstens 3 beträgt. Gleichheit der Zahl in Ober- und Unterlippe kommt bei der 6- und 4zähligen Blüthe vor, bei jener selten, bei dieser auffallend häufig; sie stellt hier das Maximum der Kurve dar. Eine grössere Blätterzahl in der Ober- als in der Unterlippe wurde nur bei den 3-, 4- und 5zähligen Blüthen beobachtet, stets aber als Seltenheit. Dabei betrug die Ueberzahl der Glieder in der Oberlippe nie mehr als 1; Combinationen mit noch grösserer Ueberzahl wurden bei *Linaria spuria* bisher nicht wahrgenommen. Es ist merkwürdig, dass bei den Anomalien die Formen, bei denen die Unterlippe eine übergrosse Zahl von Gliedern enthält, ungleich häufiger sind, als die, bei denen die Oberlippe die grössere Zahl führt. Diese Thatsache beruht offenbar auf dem die Blüthe beherrschenden Wachsthumsgesetze. Der grosse Nachdruck, der schon in der normalen Blüthe auf die Unterlippe gelegt wird, kann offenbar leichter gesteigert werden, als umgekehrt die Oberlippe einen Vorzug erfahren.

Wie es kommt, dass in der Reihe der 4zähligen Blüthen die Form $\frac{2}{2}$ das Maximum bildet, lässt sich nicht sagen. Der äussern Gestalt nach ist allerdings die Form $\frac{2}{2}$ mit ihrer rothen Ober- und gelben Unterlippe, trotzdem diese in der Regel spornlos ist[1]), der normalen Blüthe ähnlicher als die Form $\frac{1}{3}$ mit einem Sporn. Aber darf man annehmen, dass der Grad der Aehnlichkeit mit der normalen Blüthe zugleich auch die Leichtigkeit oder Schwierigkeit ausdrücke, mit der die Form hergestellt wird? Auf diese Frage werden wir später zurückkommen.

Asymmetrien bei zygomorphen Blüthen.

Asymmetrien sind bekanntlich sehr verbreitet, ja so verbreitet, dass vollkommen symmetrische Formen zu den Seltenheiten gehören. Auch bei den Blüthen unserer Art finden sich häufig mancherlei kleine Asymmetrien in Form und Farbe. Daneben kommen grössere

---

1) Wie im Eingange erwähnt, beobachtete schon Stehelin die spornlose nach dem Schema $\frac{2}{2}$ gebaute Blüthe, und Petry beschrieb diese Form als f. ecalcarata. Sie ist in der That gewöhnlich vollkommen spornlos, doch kommen nicht selten Beispiele mit einem Spornansatze oder selbst mit deren zweien vor. Nur ganz ausnahmsweise wurde ein langer Sporn wahrgenommen. — Es ist übrigens wohl zu beachten, dass alle Blüthen mit 2blättriger Unterlippe, wie die nach $\frac{1}{2}$, $\frac{2}{2}$ gebauten, in der Regel des Spornes entbehren. In den Tabellen wurden die Abweichungen von dieser Regel nicht besonders aufgezählt.

Abweichungen in der Symmetrie vor, von denen uns hier die in den Spornen näher beschäftigen sollen. Der Sporn-Apparat ist der Theil der Blüthe, in dem sich, wie schon früher erwähnt, die Asymmetrie hauptsächlich äussert, und da er zugleich einen der in die Augen fallendsten Theile der Blüthe bildet, so wurde er zur Zählung verwandt. Auch im Folgenden enthält je die obere Zahlenreihe die wirklich beobachteten Fälle, die untere deren Berechnung auf 1000. Wir betrachten auch hier wieder die einzelnen Formen und stellen die normale Blüthe voran.

Blüthen mit $\frac{2}{3}$

ohne Sporn	mit 1 Sporn	mit 2 Spornen	mit 3 Spornen
11	59224	143	15
0,18	997,15	2,40	0,26

Von diesen vier Formen ist eigentlich nur eine asymmetrisch, die mit zwei Spornen, und diese tritt nur mit einer relativen Zahl von 2,40 auf, also in sehr kleiner Zahl. Auffallend ist, dass von den beiden symmetrischen Gestalten, der ohne Sporn und der mit drei Spornen, die letztere häufiger vorkommt, als die erstere.

Blüthen mit $\frac{1}{4}$

mit 1 Sporn	mit 2 Spornen	mit 3 Spornen	mit 4 Spornen
2	811	31	2
2,36	958,62	36,64	2,36

In dieser Gruppe sind die Formen mit zwei und vier Spornen symmetrisch, die beiden andern asymmetrisch gebaut. Auch hier tritt die eine symmetrische Form, die mittlere, bedeutend in den Vordergrund, während die symmetrische mit vier Spornen und die eine asymmetrische in gleicher, aber sehr geringer, die andere in etwas grösserer Zahl vorhanden sind.

Blüthen mit $\frac{2}{4}$

mit 1 Sporn	mit 2 Spornen	mit 3 Spornen	mit 4 Spornen
1	95	3	0
10,10	959,59	30,30	0

Die symmetrische Form mit zwei Spornen ist in ungleich grösserer Zahl vorhanden, als die beiden asymmetrischen. Die vierspornige Form wurde in dieser Gruppe nicht beobachtet.

Blüthen mit $\frac{1}{5}$

mit 1 Sporn	mit 2 Spornen	mit 3 Spornen	mit 4 Spornen
0	2	63	2
0	29,85	940,29	29,85

Hier ist die symmetrische Form mit drei Spornen bei Weitem bevorzugt, die beiden asymmetrischen mit zwei und vier Spornen sind nur in geringer Zahl vorhanden. Merkwürdiger Weise fand sich die symmetrische Form mit einem Sporn nicht.

Blüthen mit $\frac{1}{8}$

mit 2 Spornen	mit 1 Sporn	mit 3 Spornen
12	26	7
266,66	577,77	155,55

Diese Gruppe weist zwei symmetrische Formen und eine asymmetrische auf, jene mit einem und drei, diese mit zwei Spornen. Die höchste Stelle nimmt die symmetrische Gestalt mit einem Sporn ein, ihr folgt die asymmetrische und dieser die symmetrische mit drei Spornen.

Vergleichen wir die fünf angegebenen Reihen, so ergiebt sich Folgendes. Bei den Blüthen mit normaler Zahl und Ordnung der Theile sind Asymmetrien selten, man beobachtet nur 2,4 auf 1000 Blüthen. Bei normaler Zahl der Blumenblätter, aber bei deren abnormaler Stellung $\frac{1}{4}$ steigt die Summe der Asymmetrien schon auf 39 ‰. Unter den Blüthen mit der abnormalen Zahl und Stellung der Theile $\frac{2}{4}$ finden sich 40,40 ‰ Asymmetrien. Die Formen, die ebenfalls sechs Glieder, aber die Ordnung $\frac{1}{5}$ haben, weisen 59,70 ‰ Asymmetrien auf. Und bei der in Zahl und Stellung der Theile abnormen Form $\frac{1}{8}$ wächst die Summe der Asymmetrien auf 266 ‰. Zur bessern Uebersicht stellen wir die Zahlen der Asymmetrien noch nebeneinander.

$\frac{2}{5}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{1}{5}$	$\frac{2}{8}$
2,40	39,00	40,40	59,70	266,66

Zu diesen Zahlen ist wohl zu bemerken, dass sie die in der Natur vorkommenden Verhältnisse jedenfalls nur annähernd wiedergeben, und dass eine grössere Zahl von Zählungen wahrscheinlich Abweichungen ergeben würde. Wie sich diese aber auch gestalten

möchten, an der Thatsache, dass die Zahl der Asymmetrien im Zusammenhang steht mit der Zahl und Stellung der Theile der Blüthe, werden sie nichts ändern. Wir können daher aus unseren Beobachtungen die begründeten Schlüsse ziehen, erstens, dass die Zahl der in der Spornbildung ausgesprochenen grösseren Asymmetrien bei den Blüthen mit normaler Zahl und Stellung der Theile kleiner ist als bei denen, die in der Ordnung oder in der Zahl und Ordnung der Glieder von der normalen abweichen; zweitens, dass die Zahl der Asymmetrien einer Form im Allgemeinen um so grösser wird, je seltener die Form ist. Mit andern Worten: sobald die Natur aus dem Bereich der normalen in das der abnormalen Zahlen- und Stellungsverhältnisse übertritt, erzeugt sie mehr Asymmetrien.

Die zweite unserer eben gezogenen Folgerungen führt zu der Frage, ob zwischen dem Auftreten einer Blüthenform und ihren Asymmetrien nicht ein constantes Zahlenverhältniss vorhanden sei, etwa derart, dass die Zahl der Asymmetrien einer Form im umgekehrten Verhältniss zur Zahl ihres Vorkommens stehe. Die Rechnung ergiebt, dass diese Annahme für die dritte und vierte Zahl annähernd zutrifft[1]), dass sie aber für das Verhältniss der ersten zur zweiten und das der zweiten zur dritten nicht gilt, und dass man sich daher mit der allgemeinen Regel begnügen muss. Im Uebrigen sei auf das über die Pelorien Gesagte verwiesen.

b) Pelorien.

Wir wenden uns nunmehr zu den Pelorien, wobei wir die gespaltenen ausser Acht lassen und ebenso aus den früher angegebenen Gründen die 9- und 10zähligen. Die Zahl aller Pelorien beträgt 911, die sich in folgender Weise auf sieben Klassen vertheilen.

Pelorien

2 zählige[2])	3 zählige	4 zählige	5 zählige	6 zählige	7 zählige	8 zählige
1	2	43	810	52	2	1
1,09	2,19	47,20	889,13	57,08	2,19	1,09

1) Kämen auf die Form $\frac{1}{4}$ nur fünf Asymmetrien, so stimmten die Verhältnisse der Annahme ziemlich genau überein.

2) Zu der nur einmal beobachteten 2zähligen Pelorie sei Folgendes bemerkt. [Aus] dem zweiblätterigen Kelche trat eine auffallend lange und enge Kronröhre hervor, [die i]n zwei Zipfel auslief. Auf die Krone folgten zwei kümmerliche Staubblätter und

Die untere Zahlenreihe giebt auch hier wieder die Berechnung auf 1000.

Wie man sieht, liefert auch die Reihe der Pelorien das Bild einer fast symmetrischen Kurve, ähnlich der, die wir bei den zygomorphen Blüthen fanden (Taf. XIV, Kurve 3). In beiden fällt das Maximum auf die 5-Zahl, doch ist dieses in der Pelorien-Reihe niedriger als in der Reihe der zygomorphen Formen; ferner verläuft die Kurve in jener vom Maximum nach beiden Seiten weniger steil abwärts als in dieser, da die von der 5-Zahl abweichenden Blüthen an der Bildung der Pelorien in relativ höherem Maasse betheiligt sind, als an der der zygomorphen Formen. Die nähere Verfolgung dieser Thatsache gewährt hohes Interesse. Man findet, dass die Zahl der Pelorien zunimmt, je weiter man sich von der 5-Zahl nach oben und unten entfernt. Die Berechnung des Verhältnisses, in dem die zygomorphen Blüthen zu den Pelorien stehen, giebt uns folgende Tabelle.

Unter 1000 Blüthen findet man:

	zygomorphe	Pelorien
a) unter den 5zähligen	986,75	13,25
b) „ „ 4zähligen	848,06	151,94
c) „ „ 6zähligen	764,71	235,29
d) „ „ 7zähligen	777,78	222,22
e) „ „ 3zähligen	666,66	333,33

Man hätte auch noch die 2- und 8zähligen Blüthen hinzufügen können, von denen je eine beobachtet wurde, die beide Pelorien waren; da aber die aus solchen geringen Zahlen sich ergebenden Verhältnisse zu unsicher sind, so wurden sie nicht mit aufgezählt. Man kann auch gegenüber den beiden letzten Reihen der Tabelle, den Reihen d und e, einwerfen, dass sie aus demselben Grunde unsicher seien und sie deshalb unberücksichtigt lassen, obschon die Zahlen von den wirklichen, in der Natur vorkommenden Werthen sich nicht gar weit entfernen dürften. Dann bleiben die Zahlen der drei ersten Reihen übrig, an denen auch ausgedehntere Zählungen als die unsrigen nicht viel ändern werden. Und hier

hierauf ein sehr kleiner, verkümmerter Fruchtknoten. Die ganze Form der Blüthe erinnerte an die eigenthümlichen kleinen abnormen Blüthen, die man unterhalb der terminalen grossen Pelorie der bekannten Rasse der *Digitalis purpurea* beobachtet (Penzig, l. c., II, p. 208). Auch an Stöcken im Tübinger botanischen Garten wurden die seltsamen Gestalten wahrgenommen.

ergiebt sich also, dass auf 100 5zählige Blüthen 1,3 Pelorien kommen, dass sich bei den 4zähligen Formen die Zahl der letzteren schon auf 15 % und bei den 6zähligen sogar auf 23,5 % erhebt. Vergleicht man aber die Summen der 4- und 6zähligen Pelorien mit den Summen aller 4- und 6zähligen Blüthen, dann zeigt sich, dass die Summe der Pelorien einer Blüthenzahl annähernd im umgekehrten Verhältniss zur Verbreitung der Blüthenzahl steht. Wären unter den 6zähligen Blüthen 55 Pelorien vorhanden, so stimmte das Verhältniss fast genau. Welche Bedeutung diese eigenthümliche Proportion hat, lässt sich zur Zeit nicht angeben. Zwischen den übrigen Gliedern der Reihe besteht sie nicht, und man kann daher kein Gesetz darauf begründen. Dass eine gesetzliche, mathematisch ausdrückbare Beziehung zwischen der Verbreitung einer Blüthenzahl und den von ihr hervorgebrachten Pelorien vorhanden sei, ist nach dem Mitgetheilten schwerlich zu bezweifeln. Um diese Beziehung aber festzustellen, wären zur Bestimmung der niedrigen und hohen Glieder der Reihe bedeutend umfangreichere Zählungen erforderlich, als wir sie bisher ausführen konnten. Wir müssen uns daher einstweilen mit der Aufstellung einer allgemeinen Regel begnügen, die sich vielleicht am besten in folgender Art ausdrücken lässt:

Die Wahrscheinlichkeit für die Entstehung einer Pelorie wächst mit dem Abstande einer Blüthenzahl von der normalen 5-Zahl sowohl nach unten, als nach oben. — Je seltener eine Blüthenzahl demnach auftritt, um so häufiger erzeugt sie Pelorien. In der Bildung dieser eigenthümlichen Blüthengestalten wiederholt sich also die Regel, die im Vorigen für die Asymmetrie abgeleitet wurde.

Zahl der Anomalien in verschiedenen Jahren.

Es ist endlich noch die wichtige Frage zu erörtern, ob die festgestellten Zahlenverhältnisse in den aufeinander folgenden Jahren constant wiederkehren oder nicht.

Unsere Absicht, im Herbst 1896 an den drei Orten, denen im vorhergehenden Jahre Material entnommen war, neue Zählungen auszuführen, konnte leider nur theilweise ausgeführt werden. Auf dem Schönenberge zu sammeln war nicht möglich. Die kleinen Getreidefelder im Elysium waren zu Gemüse-Kulturen verwandt worden und von unserer Pflanze kaum noch Spuren vorhanden.

Dieser Umstand war um so mehr zu beklagen, als sich gerade hier die grösste Zahl der Anomalien gefunden hatte, und es von hohem Interesse gewesen wäre, die Constanz der Erscheinung zu prüfen. Es blieb sonach nur der eine der drei Oerter übrig, an dem gesammelt werden konnte.

Material von den Waldhäuser Feldern.

Herbst 1895	Zahl der untersuchten Blüthen im Ganzen .	20347
	„ „ Anomalien im Ganzen	636
	„ „ „ auf 1000 berechnet .	31,25
Herbst 1896	Zahl der untersuchten Blüthen im Ganzen .	9030
	„ „ Anomalien im Ganzen	299
	„ „ „ auf 1000 berechnet .	33,11

Die Zahl der Anomalien in den beiden aufeinander folgenden Jahren ist überraschend ähnlich. Hätte man im zweiten Jahre eine grössere Anzahl von Blüthen untersucht, etwa soviel, wie im ersten, so wäre wahrscheinlich gar kein Unterschied in dem Procent-Satz der Anomalien vorhanden.

Unsere Zählungen lehren also, dass auf dem grossen Complex der Waldhäuser Felder die Summen der Anomalien im Ganzen während zweier Jahre constant waren, wenngleich die Zahlen einzelner Blüthenformen im Bereich dieser Summen, wie wir früher gesehen, sich verschieden verhielten. Wir sind jedoch im Stande, den beiden Jahren noch ein drittes hinzuzufügen. Wie am Anfang dieses Abschnittes mitgetheilt, wurden im Jahre 1894 zunächst nur Pelorien, später neben diesen auch die übrigen Anomalien gezählt. Die Vergleichung der dabei gewonnenen Zahlen mit den entsprechenden der beiden folgenden Jahre und eine einfache Berechnung führten zu dem Schlusse, dass die Constanz der Zahlen sich auch auf das Jahr 1894 erstreckt. Es seien die Zahlen, jedoch nur ihren wichtigsten Bestandtheilen nach, zusammengestellt (vergl. Tab. VI).

Zygomorphe Anomalien des Jahres 1894.

Blüthen mit $\frac{1}{4}$ und 2 Spornen . .	62	492,06 ‰
„ „ $\frac{2}{2}$	13	103,17 „
„ „ $\frac{2}{4}$ und 2 Spornen . .	11	87,30 „
	86	682,53 ‰

Uebertrag	86	682,53 ‰
Blüthen mit $\frac{2}{3}$ und 2 Spornen . .	14	111,11 „
„ „ $\frac{2}{3}$ „ 3 „ . .	7	55,55 „
„ „ $\frac{1}{3}$ „ 1 „ . .	8	63,49 „
Dazu weitere Anomalien	11	87,30 „
	126	999,98 ‰

Zygomorphe Anomalien der Jahre 1895 und 1896.

Blüthen mit $\frac{1}{4}$ und 2 Spornen . .	811	489,14 ‰
„ „ $\frac{2}{2}$	195	117,61 „
„ „ $\frac{2}{4}$ und 2 Spornen . .	95	57,29 „
„ „ $\frac{2}{3}$ „ 2 „ . .	143	86,24 „
„ „ $\frac{2}{3}$ „ 3 „ . .	15	9,04 „
„ „ $\frac{1}{3}$ „ 1 „ . .	26	15,68 „
Dazu weitere Anomalien	373	224,96 „
	1658	999,96 ‰

In den beiden Zahlenreihen stimmen die ersten Glieder in auffallender Weise überein, auch die zweiten sind nur wenig von einander verschieden. Etwas grössere Abweichungen zeigen die beiden folgenden Glieder und noch grössere die zwei letzten. Um zu entscheiden, ob die Abweichungen sich innerhalb der erforderlichen Grenzen halten, bestimmen wir, wie in einem früheren Falle, den Grad der Wahrscheinlichkeit, der den beiden Zahlenreihen zukommt.

Beobachtungszahlen	Quadratwurzeln
1658	40,7185
126	11,2349

Die Wahrscheinlichkeit der grösseren Zahlenreihe zu der der kleineren steht demnach im Verhältniss von ungefähr 3,7 : 1, oder in runder Zahl von 4 : 1. Vergleicht man mit diesem Verhältniss die Proportionen, in denen je dieselben Blüthenformen in den beiden Reihen stehen, so sieht man alsbald, dass selbst die grossen Unterschiede der Form $\frac{1}{3}$ noch beinahe innerhalb der gestatteten Grenzen bleiben; lediglich die sechsten Glieder der beiden Reihen überschreiten die Schranken, was aber bei der Seltenheit der Form $\frac{2}{3}$ mit zwei Spornen nicht überrascht. Jedenfalls kommt diese Thatsache gegenüber der auffallenden Uebereinstimmung der ersten Glieder nicht in Betracht und man kann daher die Zahlen der zygomorphen Anomalien des Jahres 1894 als mit denen der beiden folgenden Jahre übereinstimmend betrachten.

Dasselbe trifft aber auch für die Pelorien zu, die wir ebenfalls noch zusammenstellen wollen.

Pelorien des Jahres 1894.

5zählige Pelorien	126	812,90 ‰
6 " "	18	116,12 "
4 " "	11	70,98 "
	155	1000,00 ‰

Pelorien der Jahre 1895 und 1896.

5zählige Pelorien	810	895,02 ‰
6 " "	52	57,58 "
4 " "	43	47,51 "
	905	1000,11 ‰

Das Verhältniss zwischen den 6- und 4zähligen Blüthen in den beiden Reihen zeigt nur geringe Abweichung, es wäre gleich, wenn in der obern Reihe 14,9 statt 11 stände. Ungleicher ist dagegen das Verhältniss zwischen den 5zähligen Blüthen und den beiden andern Gruppen und damit deren relative Häufigkeit. Um zu prüfen, welcher Werth den verschiedenen Zahlen zukommt, sei auch hier wieder der Grad der Wahrscheinlichkeit bestimmt.

Beobachtungszahlen	Quadratwurzeln
905	30,083
155	12,458

Die Wahrscheinlichkeit der grössern Zahl ist demnach in runder Zahl $2^1/_2$ mal so gross als die der kleinern. Da nun die relative Summe der 6zähligen Blüthen in der obern Reihe nur das Doppelte von der in der untern, die Summe der 4zähligen Formen jener Reihe nur das 1,5fache von der der untern beträgt, so halten sie sich völlig innerhalb der Grenzen, welche die Rechnung gestattet. Wir dürfen daher schliessen, dass auch die Pelorien des Jahres 1894 in ihrer Verbreitung denselben Gesetzen folgten, die für die beiden folgenden Jahre festgestellt wurden.

Was aber für die Anomalien, das gilt auch für die dazu gehörenden normalen Blüthen, die im Jahre 1894 noch nicht gezählt wurden, und wir dürfen daher aus unseren Beobachtungen den wichtigen Schluss ziehen, dass in den Jahren 1894, 1895 und 1896 die Zahlen der normalen Blüthen und der einzelnen Anomalien constant waren.

Nun lehrt aber ein Satz der Wahrscheinlichkeitsrechnung, dass die Wahrscheinlichkeit der Wiederkehr eines Ereignisses ausgedrückt wird durch den Bruch

$$\frac{n+1}{n+2},$$

wo n die Zahl bedeutet, die angiebt, wie oft das Ereigniss beobachtet wurde, in unserem Falle also die Jahre. Setzt man die Zahl 3 ein, so ergiebt sich

$$\frac{3+1}{3+2}=\frac{4}{5}.$$

Demnach ist die Wahrscheinlichkeit, dass die drei Jahre beobachtete Constanz unserer Blüthenformen sich auch im Jahre 1897 erhalten wird, $=\frac{4}{5}$, d. h. es fehlt nur $\frac{1}{5}$ an der durch 1 dargestellten Gewissheit.

Im Vorstehenden haben wir uns im Wesentlichen auf die Zusammenstellung der Zahlen beschränkt. Es sollen diesen zum Schluss einige kurze mathematische Bemerkungen hinzugefügt werden.

Die genauere Betrachtung unserer Zahlenreihen lehrt, dass sie annähernd der Gauss'schen Wahrscheinlichkeitsformel folgen. Wie bekannt, lautet diese

$$y = k\,e^{-x^2 h^2}.$$

In graphischer Darstellung bildet sie eine Kurve von stetigem Verlauf, die sich vom Maximum an auf beiden Seiten der x-Axe zuwendet und sich dieser asymptotisch nähert. Die aus unseren Zahlenreihen sich ergebenden Kurven weichen nur darin von der Gauss'schen ab erstens, dass sie, da wir es nur mit ganzen Zahlen ohne Uebergänge zu thun haben, nicht continuirlichen, sondern gebrochenen Verlauf haben; zweitens, dass ihre beiden Schenkel nicht asymptotisch neben der x-Axe verlaufen, sondern verhältnissmässig rasch in diese einmünden.

Fassen wir zunächst die grosse Reihe in's Auge, in der die Blüthen ohne Rücksicht auf die Plastik nur nach der Zahl der sie zusammensetzenden Glieder geordnet sind (S. 410). Die 2- und 8-Zahl stellen die Grenzen dar, innerhalb deren die Gestalten sich bewegen. Bei der 2-Zahl erhebt sich die Kurve eben über die -Axe; sie steigt sehr schwach bis zur 3-Zahl, etwas stärker bis

zur 4-Zahl und erhebt sich von dieser sehr steil bis zu dem hohen Maximum bei der 5-Zahl. Von da fällt sie steil nach der 6-Zahl, schwächer nach der 7-Zahl und tritt bei der 8-Zahl in die x-Axe über. Die Kurve hat nicht genau, aber doch annähernd symmetrischen Verlauf (Kurve 1 auf Taf. XIV)[1]).

In dieser Reihe fällt die mittlere, die häufigste und die durchschnittliche Zahl mit der 5-Zahl zusammen. Nimmt von ihr, der „normalen Zahl", dem „Mittelwerth", aus die Zahl der Blumenblätter, x, nach oben zu, nach unten ab, so nimmt die Häufigkeit der einzelnen Zahlen, d. h. der Abweichungen vom Mittel, entsprechend der Formel, auf beiden Seiten sehr rasch ab.

Der Plastik nach treten die Blüthen unserer Art in den beiden Grundformen auf, der zygomorphen und actinomorphen. Jede von diesen bildet eine Reihe von Gliedern, die wieder der Gauss'schen Formel folgen, unter sich aber beachtenswerthe Verschiedenheiten zeigen.

In der Reihe der zygomorphen Formen liegt das Maximum bei der 5-Zahl noch höher als in der Hauptreihe, und die Kurve fällt nach beiden Seiten noch steiler ab als dort, besonders die Senkung nach der 6-Zahl ist tiefer als in jener Reihe. Von der 4- und 6-Zahl verläuft sie sehr schwach abwärts und mündet schon bei der 3- und 7-Zahl in die x-Axe ein (Kurve 2).

Anders verläuft die Kurve der Pelorien-Reihe. Ihr Maximum bei der 5-Zahl liegt um reichlich $\frac{1}{10}$ tiefer als das der vorigen Reihe, die Senkung nach beiden Seiten ist beträchtlich weniger steil. Besonders fällt auf, dass sie nach der 6-Zahl weniger steil abfällt als nach der 4-Zahl. Erst bei der 2- und 8-Zahl tritt sie in die x-Axe ein (Kurve 3).

Soviel über die drei grösseren Zahlenreihen. Geht man nun zu den kleineren über, zu der Reihe der Blüthen mit $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{5}$, $\frac{2}{4}$ u. s. w., so findet man stets ähnliche Verhältnisse. Alle stellen Kurven dar, die nur je ein Maximum haben, sonst aber sehr verschieden, bald flacher, bald steiler verlaufen. Die Einzelheiten brauchen wir hier nicht aufzuzählen, nur auf die Zahlen mag noch ein Blick geworfen werden, die wir bei der Untersuchung der Häufigkeit der verschiedenen Combinationen bei zygomorphen Blüthen gewannen

---

1) Diese wie die beiden folgenden Figuren sollen, wie sich von selbst versteht, den Verlauf der Kurven nur ungefähr veranschaulichen.

(S. 411). Die Formen mit fünf Gliedern bilden eine steil aufsteigende und noch steiler abfallende Kurve, während die Blüthen mit weniger und mehr Gliedern Kurven von flachem Verlauf darstellen. Zu beachten ist ferner die Asymmetrie dieser Kurven. Ihre Form lässt mit Sicherheit auf einen inneren gesetzmässigen Zusammenhang schliessen.

Um den Leser in den Stand zu setzen, die Wahrscheinlichkeit des Auftretens einer Blüthenform rasch zu bestimmen, wurde noch die Tab. VIII angefertigt. Sie umfasst alle beobachteten Gestalten, die normale und die Anomalien, unter diesen die eine, bei den Zählungen bestimmte eigentliche pathologische Form, die gespaltenen Pelorien. Die Reihenfolge ist durch die Häufigkeit der Form gegeben. Die obere Reihe enthält die absoluten Zahlen, die untere deren Reduction auf 1000.

Auf den Versuch, den Inhalt dieser Tabelle in graphischer Form vor Augen zu führen, wurde aus dem einfachen Grunde verzichtet, weil er sich mit dem Kurven-Papier von der gebräuchlichen Grösse nicht ausführen lässt. Die Zahlen zeigen jedoch, dass die Kurve annähernd die symmetrische Gestalt besitzt, wie sie der zukommt, die uns die Häufigkeit aller Formen lediglich nach der Zahl der Blätter angiebt; sie unterscheidet sich von dieser aber dadurch, dass sie wegen der bedeutend grösseren Summe ihrer Glieder mehr continuirlich verläuft. Die von ihr umschriebene Fläche, $\int y dx$, stellt das Wahrscheinlichkeits-Integral aller Blüthengestalten dar, dessen Bestandtheile sich auf die einzelnen Formen in dem Verhältniss vertheilen, wie es die auf 1000 berechnete Reihe anzeigt. Das Integral ist $= 1$; die Division der Glieder der Reihe durch 1000 ergiebt sonach die Wahrscheinlichkeit der einzelnen Gestalt.

Man sieht, wie ausserordentlich gering die Aussicht ist, den letzten Gliedern der Reihe zu begegnen, und welche Bedeutung hier das Wort „Zufall“ hat. Es ist wahrscheinlich, dass bei einer grösseren Summe von Zählungen die Formenreihe noch vergrössert worden wäre. Mit Bestimmtheit darf man vermuthen, dass die Natur auch von den Combinationen und Formen noch einzelne hervorbringen kann, die wir bisher nicht wahrnahmen. Thatsächlich sind diese aber so gut wie nicht vorhanden.

Ganz allgemein kann man nach allem Mitgetheilten den Satz aussprechen: Die Wahrscheinlichkeit einer bestimmten Anomalie ist eine Function ihrer Grösse, d. h. ihrer Ab-

weichung von der normalen Form. Für die Anomalien gilt also dieselbe Regel, die man für die beim Messen und Beobachten gemachten Fehler festgestellt hat und die bekanntlich lautet: Die Wahrscheinlichkeit eines gewissen Fehlers ist eine Function seiner Grösse.

In allen bisher angestellten Erörterungen wurde die Frage unberührt gelassen, ob die von uns ausgeführten Zählungen umfangreich genug seien, um die darauf gegründeten Schlüsse zu rechtfertigen. Jedem zwar, der einige Vertrautheit mit den Lehren der Wahrscheinlichkeitsrechnung besitzt, wird die blosse Thatsache der Uebereinstimmung unserer Ergebnisse mit der mathematischen Theorie genügen. Um aber auch etwa gestellten strengeren Anforderungen zu begegnen, wurde für einen Theil der Tabellen der wahrscheinliche Fehler[1]) berechnet (s. den Anhang).

Als geeignet zur Berechnung erschien erstens Tab. I. Von den einzelnen, den 8 Tagen angehörenden, Sätzen bewegen sich fünf innerhalb enger Grenzen, nur drei weichen ab, zwei nach unten, eine nach oben; doch kann die Abweichung nicht als beträchtlich bezeichnet werden.

Die obere, horizontale Reihe unserer Berechnung giebt die Zahl der Anomalien, auf 1000 berechnet, für die Sätze der einzelnen Tage in deren Reihenfolge geordnet, die zweite dieselben Zahlen in steigender Folge. Ein Blick lehrt, wie sie sich um die Durchschnittszahl 31,25 gruppiren. In der dritten Reihe sind die Abweichungen der Glieder der vorigen Reihe vom Mittelwerthe

---

1) G. Hagen, l. c., p. 56 ff. Der wahrscheinliche Fehler oder die wahrscheinliche Abweichung giebt bekanntlich die Fehlergrenze an, von der es ebenso wahrscheinlich ist, dass sie überschritten als dass sie nicht erreicht wird.

Die im Anhang mitgetheilte Berechnung des wahrscheinlichen Fehlers wurde nach dem Verfahren ausgeführt, das sich an die Methode der kleinsten Quadrate anschliesst und in der Aufsuchung des mittleren Fehlerquadrates besteht (Hagen, l. c., p. 58 ff.). Die damit gewonnenen Werthe sind die sichersten. Nebenher mag erwähnt werden, dass ich den fraglichen Fehler zunächst nach einem einfacheren Verfahren bestimmte. Dieses besteht bekanntlich darin, dass man auf der das Wahrscheinlichkeits-Integral darstellenden Fläche ($\int ydx$), die, wie annähernd in unserem Falle, aus zwei symmetrischen Hälften besteht, auf der positiven und negativen Seite des Maximum je eine Ordinate so wählt, dass der von den beiden Ordinaten umschlossene Theil der Fläche so gross ist, wie der ausserhalb liegende. Die beiden Ordinaten bez. deren Zahlenwerthe stellen die Grenze des wahrscheinlichen Fehlers dar. Auf diese Weise berechnet, ergab sich ein Werth von nicht ganz 4 für die Tabelle I. Die nach der anderen Methode gewonnene Zahl von annähernd 5 ist jedoch zuverlässiger.

und in der vierten deren Quadrate zusammengestellt. Alles weitere lehrt die Berechnung. Der wahrscheinliche Fehler, w, beträgt also nicht ganz 5, ein gewiss als günstig zu bezeichnendes Ergebniss.

Nunmehr wurde die Berechnung für zwei Bestandtheile der Tab. I, für die 5zähligen Pelorien und für die Form $\frac{1}{4}$ mit zwei Spornen angestellt, Berechnung 2 und 3. Die Folge und Bedeutung der Zahlen in den Reihen und der Reihen entspricht der für die Berechnung 1 angegebenen. Für die Pelorien beträgt der wahrscheinliche Fehler 1,70066, für die Form $\frac{1}{4}$ mit zwei Spornen 2,691518, Zahlen, die sich von dem Mittelwerthe nur so weit entfernen, dass man auf grosse Constanz schliessen darf.

Ebenfalls für die Berechnung geeignet ist Tab. V. Besteht sie auch nur aus fünf Tagessätzen, so haben diese, einzeln genommen, doch beträchtliche Grösse und weichen relativ wenig von einander ab. Aus der Berechnung 4 ergiebt sich als wahrscheinlicher Fehler, w, 2,79863, eine überraschend kleine Zahl, wenn man bedenkt, dass hier durchschnittlich auf 1000 Blüthen 38,39 Anomalien kommen.

Weniger als die beiden vorigen schien sich Tab. III zur Berechnung zu eignen. Der bedeutende Grössenunterschied zwischen den einzelnen Sätzen liess a priori entsprechende Abweichungen vom Mittelwerthe erwarten. Die Rechnung führte zu einem wahrscheinlichen Fehler von 9,00334 bei der Zahl der Anomalien im Ganzen, die im Mittel 57,21 auf 1000 betrug, Berechnung 5. Die Vergleichung mit den für Tab. I gewonnenen Zahlen zeigt, dass das Verhältniss in beiden Fällen fast genau dasselbe ist.

Schliesslich wurde noch der wahrscheinliche Fehler bei den Zahlen der 5zähligen Pelorien auf Tab. III bestimmt, Berechnung 6. Er beträgt nur 2,30854 bei der Durchschnittszahl von 17,96 und ist somit dem Verhältniss nach noch kleiner, als der für die 5zähligen Pelorien der Tab. I gefundene Werth.

Weitere Bestimmungen schienen nicht erforderlich zu sein.

Aus den angeführten Berechnungen folgt erstens, dass unsere Zählungen umfangreich genug sind, um den Anforderungen, die sich aus Bernoulli's Wahrscheinlichkeits-Theorem ergeben, für die mittleren Glieder unserer Formenreihen zu genügen; zweitens, dass demnach diese Blüthenformen der *Linaria spuria* in der Häufigkeit ihres Auftretens sehr constant sind. Weiter fortgesetzte Zählungen würden an der relativen Stellung der selteneren Formen in unserer grossen Reihe wahrscheinlich kleine Aenderungen

herbeigeführt, die der häufigen Gestalten dagegen annähernd gleich gelassen haben. Wir dürfen sonach mit Recht annehmen, dass unsere Reihen Näherungswerthe darstellen, aus denen das Bildungsgesetz der Blüthenformen im Allgemeinen richtig hervorgeht[1]).

II. Zur Entwickelungsgeschichte.

Werfen wir vor der Darstellung der eigenen Untersuchung einen Blick auf das, was unsere Vorgänger auf dem nunmehr zu betretenden Gebiete geleistet haben. Obwohl jene sich ausschliesslich auf die Gattung *Linaria* beschränkt, ist hier doch aller Arbeiten zu gedenken, die sich auf die Scrophulariaceen[1]) überhaupt beziehen.

Soweit wir erfahren, beschäftigte sich Barnéoud[2]) zuerst mit dem Studium der Entwickelungsgeschichte der Scrophulariaceen-Blüthe. Er beobachtet deren Gestaltung an Arten aus den Gattungen *Collinsia, Pentstemon, Scrophularia, Antirrhinum* und *Linaria,* hier besonders an *L. Cymbalaria.* Er sieht bei *Collinsia* den Kelch als Näpfchen (cupule calicinale) mit fünf gleichen Zähnen entstehen, sodann die Bildung der Krone mit fünf ebenfalls gleichen Zähnchen beginnen. Ihr folgen zwei, den später grösseren Staubblättern entsprechende, äussere, und bald darauf drei weitere Anlagen, von denen die zwei seitlichen sich zu den kurzen Staubblättern, die innere zum Staminodium entwickeln. Diese fünf Hügel alterniren genau mit den jungen Blumenblättern. Aehnlich ist die

---

1) In unserer statistischen Untersuchung sind nur die wichtigeren und in die Augen fallenden Abweichungen aufgezählt. Beim Beginn der Arbeit im Herbst 1894 wurden ausser den in den Tabellen angeführten auch unbedeutendere Anomalien, z. B. die Zahl der Sporne bei den Pelorien, ihre Richtung, ob sie nach innen oder nach aussen gewandt waren, die Biegung der Kronröhre, die Verhältnisse im Androeceum und dergl. mehr, in die Listen eingetragen. Dabei fand sich, dass auch in ihrem Auftreten die Regel erkennbar war, die für die wichtigeren Abweichungen festgestellt wurde. Man kann sonach allgemein behaupten, dass jede Blüthen-Anomalie unserer Pflanze, sei sie mehr oder minder bedeutend oder noch so geringfügig, dem Gesetz unterworfen ist, das durch die Gauss'sche Wahrscheinlichkeitsformel ausgedrückt ist.

2) Der Bau der Scrophulariaceen-Blüthe darf als bekannt vorausgesetzt werden. Eine eingehende Darstellung findet man bei A. W. Eichler, Blüthendiagramme I, Leipzig 1875, p. 208 ff. Hier auch die Literatur.

3) M. Barnéoud, Mémoire sur le développement de l'ovule, de l'embryon et des corolles anomales etc. Annales des Sciences naturelles, III. Série. Botanique, t. VI, Paris 1846, p. 287.

Gestaltung bei den Arten der Gattungen *Pentstemon* und *Scrophularia*. Sie alle unterscheiden sich dadurch von den Labiaten, dass bei diesen das fünfte Staubblatt auch als Anlage völlig fehlt. Die zum Text gegebenen Figuren sind klein und lassen manchen Wünschen Raum, aber sie geben doch wichtige Punkte, vor Allem das Staminodium und dessen Ort, richtig an. Bei *Linaria* jedoch fehlt es. — Die junge Blüthenanlage hat nach Barnéoud runden Umriss und durch die hier berührten, wie seine vorausgehenden Untersuchungen glaubt er sich zu dem Schlusse berechtigt, dass die Blüthen mit anomalen, d. h. zygomorphen, Kronen ihrem Ursprunge nach stets regelmässig seien. Er sieht in seiner Arbeit eine Bestätigung der damals von De Candolle vertretenen Ansicht, der dieser den kurzen Ausdruck gab: „Chaque famille paraît avoir son type régulier, qui est son état normal, dont elle s'écarte ou accidentellement ou habituellement par des causes diverses."

Die nächste Angabe über unseren Gegenstand findet sich in einer Arbeit Weber's[1]) über Pelorien. Dieser Autor untersucht die Entwickelung der Blüthen der *Linaria vulgaris* und findet sie im Wesentlichen so, wie Barnéoud sie dargestellt. Er beobachtet stets das fünfte Staubblatt als kleinen Hügel, Fig. 9 der Tafel, der aber bald in der Entwickelung zurückbleibt. Die Pelorien, deren Entstehung er nicht verfolgte, denkt sich Weber dadurch zu Stande kommend, dass die fünf Staubblätter gleichmässig wachsen, und dass ebenso die Kronblätter sich gleichartig gestalten.

Damit gelangen wir zu Payer's[2]) Darstellung. Als Typus für die Scrophulariaceen mit 5zähligen Blüthen wählt er *Lophospermum erubescens*, die zu den Formen mit zwei Vorblättern gehört. Die Entwickelung der Blüthenglieder verläuft wie folgt. Von den fünf Kelchblättern, denen Payer $\frac{2}{5}$ Ordnung zuschreibt und deren hinteres in die Mediane fällt, entstehen zuerst die zwei vorderen seitlichen und das hintere, darauf werden die zwei hinteren seitlichen eingeschaltet. Das hintere der fünf Glieder eilt im Wachsthum rasch voran, ihm folgen die beiden benachbarten seitlichen, indess die vorderen, besonders das eine, sich weniger schnell entwickeln. Der Blüthenboden hat in diesem Alter eine stark ge-

1) C. O. Weber, Ueber das Regelmässigwerden unregelmässiger Blüthenkronen oder die sog. Pelorien. Verhandlungen der niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde, VII, 1850. Sonderabdruck.

2) J.-B. Payer, Traité d'Organogénie comparée de la Fleur. Paris 1857. Text, 541 ff. Atlas, Taf. 111.

neigte Gestalt angenommen, deren niedrige Seite nach aussen gewandt ist. Nunmehr entstehen am Blüthenscheitel die Blumenblattanlagen als kleine, mit den Kelchblättern alternirende Hügel, zuerst die zwei hinteren, darauf die zwei vorderen seitlichen und das mediane. In und über den Lücken zwischen den Blumenblättern bilden sich hierauf die Staubblätter; von ihnen wird zuerst das hintere sichtbar, darauf die benachbarten seitlichen und hiernach erst die beiden vorderen. Auf den ersten Entwickelungsstufen behauptet das hintere mediane Glied einen Vorrang, später aber bleibt es hinter den vier Genossen zurück und wird schliesslich zum Staminodium, indess aus jenen die fertilen Staubblätter hervorgehen. Nach den Anlagen der Staubblätter endlich entstehen die beiden medianen Fruchtblätter als halbmondförmige Hügel, deren Concavitäten einander zugewandt sind. Auf alles Weitere können wir hier verzichten.

Ausser dem 5zähligen untersuchte Payer auch den durch *Veronica* vertretenen besonderen 4zähligen Typus der Scrophulariaceen. In Beziehung auf diesen Theil seiner Untersuchung dürfen wir uns aber auf blosse Andeutungen beschränken. An dem Blüthenhügel bilden sich zuerst die beiden vorderen, dann die hinteren Kelchblätter. Auf diese folgt das vordere Blumenblatt als erstes, hierauf die beiden seitlichen und das hintere. Nun entstehen vor den Lücken zwischen dem hinteren und den beiden seitlichen Blumenblattanlagen die zwei Staubblätter als breite Hügel, indess die vorderen Lücken keine Andeutungen von solchen gewahren lassen. Unter normalen Verhältnissen werden hier keine Staminodien erzeugt.

Mit diesen Angaben Payer's stimmen die Noll's[1]) in einigen wichtigen Punkten überein, während sie in anderen davon abweichen. Auf die Unterschiede, die besonders die Entstehung des Fruchtknotens betreffen, ist hier jedoch nicht einzugehen.

Indem wir auf die Arbeit Baillon's[2]) über die den Pedalineen angehörende Gattung *Martynia* lediglich hinweisen, gedenken wir seiner Untersuchung über die Blüthenentwickelung bei *Pentstemon*-Arten[3]). Er geht von den Leistungen Payer's aus, durch

1) F. Noll, Entwickelungsgeschichte der *Veronica*-Blüthe. Inaugural-Dissertation. Marburg 1883.

2) H. Baillon, *Adansonia*, T. III, Paris 1862—1863, p. 341.

3) H. Baillon, Sur la Régularité transitoire de quelques fleurs irrégulières. *Adansonia*, T. V, Paris 1864—1865, p. 176.

die er als bewiesen betrachtet, dass gewisse unregelmässige Blüthen regelmässig angelegt werden und sich erst im Laufe der Entwickelung unregelmässig gestalten. Als Beispiele für dieses Verhalten führt er die *Pentstemon*-Arten an, besonders *P. campanulatus*. Ihre Blüthenentwickelung zeigt einen Zustand, in dem das Androeceum von fünf Höckern (mamelons) gebildet wird, die gleich gross und gleich weit von einander entfernt sind, und in dem auch die Kronblattanlagen keine Unterschiede zeigen. Man erhält den Eindruck einer jungen Solaneen-Blüthe, um so mehr, als auch die beiden Fruchtblätter mediane Stellung und gleiche Grösse haben. Die Blüthe einer Kartoffel und eines *Pentstemon* sind einander in diesem Alter vollkommen ähnlich.

Das Androeceum der Scrophulariaceen wurde zum Gegenstande einer besonderen Untersuchung gemacht von Chatin[1]). Aus seiner Beschreibung der einzelnen Typen sei hier nur Folgendes hervorgehoben. Am häufigsten (bei der Gattung *Verbascum*, *Celsia*, *Antirrhinum*, *Linaria* u. s. w.) entstehen gleich nach den Petalen fünf Staubblatthöcker, von denen das hintere und, wenngleich in geringerem Grade, die beiden seitlichen sich schwächer entwickeln, als die beiden vorderen. Durch die Atrophie des ersteren und das Zurückbleiben im Wachsthum der seitlichen gegenüber den voraneilenden vorderen entsteht das bekannte didynamische Androeceum der genannten Scrophulariaceen. — Bei *Paulownia* und anderen Arten fällt das hintere Staubblatt ganz weg; es bilden sich nur vier Höcker. — In den Blüthenanlagen der *Gratiola* und Verwandten entstehen erst die zwei seitlichen Hügel, die zu den beiden fertilen Staubblättern werden, darauf die beiden, sich zu langen Staminodien gestaltenden vorderen, und endlich das hintere, aus dem nur ein kurzes Rudiment hervorgeht.

In Beziehung auf alles Weitere dürfen wir auf die Arbeit Chatin's selbst verweisen.

Wir wenden uns damit zu der vergleichenden Bearbeitung, die Schumann[2]) den Scrophulariaceen in seinem bekannten Werke widmete. Seine Untersuchungen erstrecken sich über die Gattungen *Verbascum*, *Linaria*, *Antirrhinum*, *Pentstemon*, *Calceolaria* u. a. Es ist

1) A. Chatin, Sur l'organogénie de l'androecée etc. des Scrophularinées. Bulletin de la Société bot. de France, T. XX (1873). Ferner in den Comptes rendus, T. 78 (1874), p. 621.

2) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, Leipzig 1890, p. 398 ff.

unmöglich, in kurzen Worten eine Uebersicht der sämmtlichen Ergebnisse zu liefern. Wir müssen uns auf das beschränken, was über die Gattung *Linaria* gesagt ist[1]), und dies soll in der Hauptsache wörtlich angeführt werden. Hinsichtlich der übrigen Gattungen sei auf das Original verwiesen. Die untersuchten *Linaria*-Arten waren *Maroccana* Loss, *bipartita* W. und *triphylla* W.

„Die Blüthen aller Linarien entstehen in der Achsel von Laubblättern, welche zu einem Schopfe an der Spitze des Sprosses dicht zusammengedrängt stehen, und die wie gewöhnlich spiral angelegt werden. Die Blüthen werden vom Juni an in grosser Menge bis in den Herbst hinein erzeugt.

„Das Primordium stellt in der frühesten Entwickelung ein flaches, ungefähr senkrecht gestelltes Gebilde dar, das sich oben etwas verbreitert und zwei kleine Läppchen abgliedert. Sie werden durch eine sehr sanfte Buchtung von der Spitze des Primordiums gesondert und bilden mit dieser die drei ersten Kelchblätter. Nun hebt sich der Vordertheil desselben, welcher das Tragblatt berührt, ein wenig und bringt, während die oberwärts gelegenen das Primordium mit einem flachen Saume umgeben, zwei untere Sepalen hervor (Taf. IX, Fig. 12). Der Blüthenboden ist jetzt hergestellt, er ist nach vorn zu abschüssig. Er lappt sich, indem er sich zwischen die Kelchblätter hineinzieht, wobei aber vorläufig eine deutliche Anlage von Petalen noch unterbleibt. Nun werden auf ihm durch zwei Kreisbögen, deren Convexität aufeinander zugekehrt ist, in dem oberen Theile des Blüthenbodens zwei seitliche Partien schärfer umgrenzt, die sich zu Calotten abrunden (Taf. IX, Fig. 13). Zu gleicher Zeit bemerkt man zwischen ihnen oben ein Hügelchen *std*, während unten zwischen den Vordersepalen ein kleines Läppchen *p* sich kenntlich macht. Im Contacte mit dem letzteren und den oberen Calotten spriessen, dem vorhandenen Raume entsprechend, zwei kleinere vordere Calotten hervor. Durch eine quere Dehnung rücken die ziemlich eng sich berührenden Kugelkappen auseinander und den freigewordenen, in der Mediane vorwiegend ausgedehnten Raum nehmen die zwei Carpiden ein, welche, wie mir schien, simultan auftreten.

„Von welcher Bedeutung bei *Linaria* der Contact der oberen Blätter für jedes Blüthenprimordium ist, in Sonderheit, ob sich die oberste Spitze des Primordiums, welche den unpaaren Kelchzipfel

---

1) l. c., p. 402 und 403.

bildet, wie bei *Verbascum* zwischen zwei derselben einpresst, habe ich leider festzustellen verabsäumt.

„Die Bestimmung der einzelnen Theile, welche successive am Blüthenkörper hervorsprossen, ist bei der Betrachtung der Bilder verhältnissmässig leicht. Die beiden ersten Calotten sind die obersten Staubgefässe, zwischen denen zu gleicher Zeit mit ihrer Anlage ein Höckerchen sich ausbildet, das den Raum, der zwischen beiden in akroskoper Richtung offen bleiben würde, ausfüllt. Seine Grösse ist den gegebenen Verhältnissen angemessen viel geringer als die der beiden Calotten; der Natur nach ist es ein Staminodium, welches bisher bei der Gattung *Linaria* nicht beobachtet worden ist, das ich aber in der Form eines winzigen Wärzchens an sämmtlichen von mir geprüften Arten, auch an viel weiter entwickelten und selbst in der Anthese begriffenen Blüthen als regelmässig vorhanden habe nachweisen können.

„Das Läppchen *p*, welches zwischen den beiden vorderen Kelchblättern vor der Anlage des zweiten Calottenpaares in augenfälliger Weise sich bemerkbar macht, ist das vordere Blumenblatt. Wenn auch minder gross, sind doch, sobald der Kelch entfernt wird, die ersten Anfänge der übrigen vier Petalen zwischen den Staubgefässen deutlich zu erkennen: sie bilden sich durch die Lappung des Blüthenbodens bereits vor den Staubgefässen aus, wenn sie auch erst nachher sich weiter entwickeln und durch Zwischenbrücken, d. h. gemeinschaftliche Gewebezonen zwischen ihnen intercalar gehoben und verbunden werden. Die vorderen Staubgefässcalotten sind schon in der ersten Anlage ersichtlich kleiner als die oberen.

„Die Gattung *Antirrhinum*, von der ich *A. orontium* L. untersucht habe, verhält sich in allen Stücken genau wie *Linaria*."

Es sei schon hier bemerkt, dass unsere eigene Untersuchung zu Ergebnissen geführt hat, die von denen Schumann's nicht unwesentlich abweichen.

Die allgemeinen Ansichten Schumann's über die Vorgänge am Vegetationspunkte des Sprosses und besonders der Blüthe dürfen als bekannt vorausgesetzt werden. Ueber bestimmte Punkte habe ich mich schon in einer früheren Arbeit geäussert; im Nachfolgenden werden sie uns weiter beschäftigen.

Indem wir uns nunmehr der Darstellung unserer eigenen Untersuchung zuwenden, senden wir voraus, dass sie der Hauptsache nach an *Linaria spuria* ausgeführt wurde. Dass diese Art in den Vordergrund gestellt wurde, ergab sich erstens aus dem Gange

unserer ganzen Arbeit, sodann aus dem Umstande, dass sie sich als besonders geeignet zur Untersuchung erwies. Zur Vergleichung wurden aber noch andere Arten herangezogen, deren Studium zwar im Wesentlichen zu den gleichen Ergebnissen führte, im Einzelnen aber einige nicht uninteressante Abweichungen kennen lehrte.

Linaria spuria.

Der Untersuchung der Blüthenbildung müssen einige Bemerkungen über das Wachsthum und die Verzweigung der Sprosse, sowie deren Blattstellung, vorausgesandt werden.

Die Achse der Keimpflanze wächst zunächst senkrecht empor. Wenn sie einige Höhe erreicht hat, 5—10 cm oder selbst noch mehr, so beginnt sie sich zu neigen, und legt sich bei dauerndem Wachsthum dem Boden an. Nur in seltenen Fällen wurde beobachtet, dass sie gerade blieb, womit dann aber nur geringe Längenentwickelung verbunden war. — Die auf die Kotyledonen folgenden Blätter stehen in zweigliedrigen alternirenden Quirlen. An den ersten Wirteln, gewöhnlich 6—8, stehen die Glieder auf genau oder annähernd gleicher Höhe, von da an rücken sie allmählich auseinander, behalten aber die Divergenz sich kreuzender Blattpaare, 180° bezw. 90°, noch bei. Später jedoch, bei länger andauerndem Wachsthum, schwindet das ursprüngliche Verhältniss mehr und mehr, und die Blätter stehen endlich einzeln, in ungefähr gleichen Distanzen und schraubig. Das Stellungsverhältniss in dieser Region sicher zu ermitteln, gelang nicht[1]).

Die ersten Quirle stehen dicht übereinander, zwischen den späteren werden die Internodien länger. Jene mit den Kotyledonen liefern die starken Achselsprosse, die das Gerüst der oft bedeutenden Umfang erreichenden, dem Boden angeschmiegten Rosette bilden.

An den Seitensprossen wiederholen sich die an der Hauptachse beobachteten Verhältnisse. Die ersten Blätter bilden Quirle, die

1) Die Blattstellungs-Verhältnisse bei den Linarien überhaupt sind sehr mannigfaltig. Es finden sich constante Quirlstellung, Schraubenstellung der verschiedensten Form und Uebergänge zwischen Quirl- und Schraubenstellung: die spiralige Ordnung selbst ist oft sehr verwickelt. Eine Reihe von Angaben über diesen Gegenstand macht schon Chavannes in seiner Monographie des Antirrhinées, Paris et Lausanne 1833, p. 13 u. 14. Genaueres bei A. Braun, Ueber *Schweinfurthia*. Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1866. — Botanische Zeitung 1867, p. 215.

späteren nehmen Schraubenstellung an. Zwischen beiden finden sich, wie an der Hauptachse, allmähliche Uebergänge; doch ist die Zahl der Wirtel hier grösser, als an den Seitengliedern. Aus den Achseln der basalen Blätter gehen wechselnd starke Seitensprosse zweiter Ordnung hervor, die die Bildung der Rosette vervollständigen.

Mit einer Reihe anderer Arten der Gattung entbehrt *L. spuria* der eigentlichen Blüthenstände. Die Blüthen entstehen in den Achseln der Laubblätter, die nach dem Scheitel der Sprosse hin allmählich kleiner werden. Ihre Bildung beginnt an der Hauptachse und den Seitensprossen in der Uebergangszone von der Quirl- zur Schraubenstellung der Blätter. Hier und da kommt es vor, dass nach der ersten Blüthe oder selbst nach den ersten Blüthen noch ein Laubspross gebildet wird[1]).

Der normale Seitenspross, gleichviel ob Laub- oder Blüthenspross, entsteht über der Blattansatzstelle am Stengel als kleiner Hügel, gelangt aber bei seiner weiteren Entwickelung rasch in die eigentliche Blattachsel. Unterhalb des primären entwickelt sich später ein accessorischer Spross, der in der basalen Region des Mutterzweiges früh, in den apicalen Theilen spät oder auch gar nicht zur Ausbildung gelangt. In der Regel entsteht nur ein accessorischer Spross in der Achsel, doch kommen deren auch zwei vor. So wurde ein Fall beobachtet, in dem der primäre Achselspross zur Blüthe, der erste accessorische zum Laubspross, der später selbst Blüthen erzeugte, und der zweite, unter jenem stehende accessorische zu einem kleinen Triebe wurde, welcher nach zwei Blättchen an seinem Scheitel eine Pelorie hervorbrachte.

So lange die Pflanze sich noch auf der jungen und mittleren Altersstufe bewegt, wachsen die die Rosette bildenden Sprosse an ihren Scheiteln, immer neue Blüthen erzeugend. Bei lange dauernder Entwickelung aber hört das Spitzenwachsthum endlich auf, und nun beginnt, wenn auch nicht immer, so doch häufig, eine lebhafte Thätigkeit in den Blattachseln. Die schon längst als Anlagen vorhandenen accessorischen Sprosse bilden sich zu kurzen Gliedern aus, die aus ihren Blattachseln ähnliche Gebilde hervorgehen lassen. So entstehen kleine Sprossbüschel, mit denen oft der Muttertrieb der ganzen Länge nach bedeckt ist. In dieser Form gewährt die Pflanze einen etwas ungewohnten Anblick. Auf den meisten

1) A. Braun, l. c., p. 214.

Getreidefeldern, wo die Stöcke von vielen Mitbewerbern um den Boden umgeben sind und erst spät, nach der Ernte, zu kräftiger Entwickelung gelangen, gewahrt man derartige Individuen nicht häufig, öfters dagegen an solchen Orten, an denen die Ausbildung schon in früher Sommerszeit vergönnt war. So wurden umfangreiche Pflanzen von der angegebenen Beschaffenheit schon zu Ende August und Anfang September auf Gemüsefeldern gefunden, während auf den benachbarten Getreidefeldern die zahlreich vorkommenden Stöcke höchstens die mittlere Entwickelungsstufe erreicht hatten. Leicht lässt sich das Verhalten der älteren Pflanzen an Objecten beobachten, die an eine geschützte Stelle im Garten gepflanzt waren und ferner an Topf-Kulturen. Besonders diese sind zum Studium geeignet. Wenn im Freien das Wachsthum unserer Pflanzen längst erloschen ist, entwickeln sich die Topfpflanzen, wenn auch langsam, im Kalthause noch geraume Zeit, und bieten ausser der erwähnten weitere interessante Erscheinungen dar, die in Kurzem besprochen werden sollen.

In dem eben geschilderten Verzweigungs-System nehmen nun die Anomalien mit Vorliebe bestimmte Stellungen ein. An Pflanzen jüngeren und mittleren Alters beobachtet man sie hauptsächlich in dem centralen Theile des Spross-Systems. Die kurzen zarten Zweige mit den endständigen Pelorien entspringen häufig in den Achseln der Kotyledonen, sodann unter den starken Seitentrieben als accessorische Bildungen, und weiter aus den basalen Blattachseln der kleinen und mittelstarken Sprosse, die aus den Basen der grossen Triebe hervorgehen. An diesen Orten findet man ferner die meisten achselständigen Pelorien und die zygomorphen Anomalien. Sowohl jene als diese aber treten nicht selten auch in geringerer oder grösserer Entfernung vom Centrum auf; sie wurden noch in 10, 15 und selbst 20 cm Entfernung davon wahrgenommen. Doch sind solche Fälle nicht häufig.

Anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn an den älteren Pflanzen in den Blattachseln der langen Triebe die Sprossknäuel entstanden sind. Nun geben auch diese den Pelorien und sonstigen Anomalien den Ursprung, und da an einer grossen Pflanze der Büschel viele sind, so kann die Zahl der abnormalen Blüthen beträchtlich werden. Unter den Topf-Exemplaren wurden solche mit 20—30 Anomalien, hauptsächlich Pelorien, beobachtet, während andere Objecte auch unter diesen Bedingungen nur die gewöhnlichen Blüthen hervorbrachten. Die höchste Zahl von Anomalien,

die überhaupt an einem Stock wahrgenommen wurde, war 61 neben 70 normalen Blüthen; sie fand sich an einer grossen Topfpflanze mit langen Trieben, die dicht mit Sprossbüscheln besetzt waren. Die anfangs erzeugten Blüthen hatten normale Gestalt, dann traten vereinzelt Anomalien auf, bis endlich kurz vor dem Absterben die eben erwähnten Zahlen festgestellt wurden[1]).

Ein Blick auf die verschiedenen Orte, an denen die Anomalien auftreten, lehrt alsbald, dass an ihnen die gesammte Wachsthumsthätigkeit gering ist, während die normalen Blüthen da entstehen, wo grosse Energie des Wachsthums herrscht, an den rasch wachsenden kräftigen Sprossen. Dies ist ein Punkt, der bei einer künftigen Erklärung der Blüthengestalten wohl im Auge zu behalten ist.

Zwei Dinge bedürfen einer besonderen Erwähnung: die Adventiv-Sprosse am hypokotylen Gliede und eigenthümliche, spät im Jahre auftretende Hemmungsbildungen.

Die schon lange bekannten Adventiv-Sprosse am hypokotylen Gliede der *Linarien* sind in neuester Zeit von Sir J. Lubbock[2]) eingehend beschrieben und theilweise abgebildet worden. Nach seiner Angabe finden sie sich bei allen Arten mit Ausnahme der *L. Cymbalaria*. In einigen Fällen, wie bei *L. bipartita* u. A., entwickeln sie sich rasch und stark und bilden das eigentliche Verzweigungs-System, während die Hauptachse im Wachsthum zurückbleibt. An dieser stehen die Blätter zuerst in alternirenden 2gliedrigen Quirlen, an jenen in 3gliedrigen. Weiterhin kommen Uebergänge zu 4gliedrigen und von diesen wieder rückwärts zu

---

1) Die Anomalien bestanden aus: 45 regelmässigen 5zähligen Pelorien, 2 5zähligen Pelorien mit Neigung zur Zygomorphie, 1 6zähligen Pelorie, 10 Blüthen mit $\frac{1}{4}$ und 2 Spornen, 1 Blüthe mit $\frac{1}{4}$ und 3 Spornen, 1 Blüthe mit $\frac{2}{4}$ und 2 Spornen und 1 Blüthe mit $\frac{2}{3}$ und 2 Spornen.

Die Betrachtung einer solchen Pflanze legt die Frage nahe, ob, wenn an einem Orte im Freien alle Stöcke sich ebenso lange und günstig entwickeln könnten wie unter den Kultur-Bedingungen, die Zahl der Anomalien nicht grösser sein würde, als die im ersten Abschnitt festgestellte. Wegen der beschränkten Zahl von Topf-Kulturen können wir diese Frage nicht entscheiden. Doch wäre der Gegenstand bei vergleichenden Zählungen an verschiedenen Orten nicht unbeachtet zu lassen. — Bei unseren eigenen Zählungen kamen derartige Verhältnisse nicht in Betracht. An allen Stellen, denen das Material entnommen wurde, waren jüngere und ältere Pflanzen, wie sie stets nebeneinander vorkommen, bunt gemischt. Stöcke mit solchem Anomalien-Reichthum, wie der vorhin beschriebene, wurden darunter niemals beobachtet.

2) Sir John Lubbock, A Contribution to our Knowledge of Seedlings, London 1892, Vol. II, p. 308 ff.

3gliedrigen Wirteln vor. — Die Untersuchung der Scheitel solcher Sprosse lehrte uns, dass hier ähnliche Verhältnisse obwalten, wie sie an den Gliedern der blattförmigen *Rhipsalis-* und *Phyllocactus-* Arten vorkommen und die wir an anderem Orte[1]) beschrieben haben. Nähere Angaben darüber wird eine besondere Arbeit bringen.

Bei der von Lubbock nicht untersuchten *L. spuria* entstehen die Adventiv-Sprosse an dem oberirdischen Theile des hypokotylen Gliedes[2]) gewöhnlich in Mehrzahl, gelangen aber oft gar nicht zur Ausbildung, und erreichen, wenn sie sich weiter entwickeln, niemals die Stärke der normalen Triebe. Es wurde beobachtet, dass sie ganz kurz bleiben und mit Pelorien endigen können. Vermuthlich gehen aus ihnen oft die unterirdischen mit kleistogamen Blüthen besetzten Sprosse hervor.

Dem Ursprung nach sind die adventiven Sprosse exogene Bildungen. Durch lebhafte Theilung einer Gruppe äusserer Rindenzellen entsteht ein kleiner Hügel, über den sich die junge Epidermis ununterbrochen hinzieht. Die ersten Blätter bilden sich in verschiedener und oft sehr auffallender Weise. Man beobachtete erstens den Fall, in dem zwei gegenüberstehende Blätter angelegt werden (Taf. XI, Fig. 11), ein Verhältniss, das dem normaler Sprosse ähnlich ist und das häufiger vorkommende zu sein schien. Zweitens fanden sich Triebe, die auf gleicher Höhe drei erste Blätter führten, von denen eines aber beträchtlich kleiner als die anderen, und wahrscheinlich erst nach diesen entstanden war (Taf. XI, Fig. 15). Endlich drittens wurden Sprosse wahrgenommen, an denen zunächst nur ein Blatt gebildet worden war, das aber verschiedene Gestalten zeigte. Zwei solcher Fälle sind in den Fig. 5 und 7 auf Taf. XI abgebildet. Im ersten umfasst die Basis des Blattes fast die ganze kleine Achse, seine Fläche hat bedeutenden Umfang. Auf der seiner Mediane gegenüberliegenden Seite hat der Scheitel ein zweites Blatt erzeugt, das im Umriss angedeutet ist (Taf. XI, Fig. 7b). Zwischen diesen beiden Blättern liegt der Vegetationspunkt, der eben den ersten 2gliedrigen Blattquirl in normaler Weise bildet (Taf. XI, Fig. 6, die den Scheitel

1) H. Vöchting, Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Cacteen. Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Botanik, Bd. XXVI, Berlin 1894, p. 473 ff.

2) Sie wurden hier schon von Michalet wahrgenommen. Bulletin de la Société botan. de France, T. VII, Paris 1860, p. 468.

in vergrössertem Maassstabe wiedergiebt). Im zweiten Falle ist das erste Blatt klein, nicht umfassend und es fehlt das gegenüberstehende kleine Blatt. Der Vegetationspunkt hat in der mit der Mediane des ersten Blattes sich kreuzenden Ebene den ersten Quirl mit zwei Blattanlagen erzeugt.

Soviel über die Adventiv-Sprosse. Wir besprechen nun die erwähnten Hemmungsbildungen unter den gewöhnlichen Sprossen.

Wenn im Herbst bei sinkender Temperatur und Abnahme der Beleuchtung das Wachsthum der Triebe allmählich abnimmt, entstehen eigenthümliche Gestalten. Die Internodien strecken sich nur wenig, und die Laubblätter bleiben auf einer frühen Entwickelungsstufe stehen. Sie erzeugen auf ihren Oberflächen, besonders am Scheitel, grosse Drüsenhaare, und schliessen damit ihr Wachsthum ab. Ihre Gewebe nehmen die Dauerformen an. Da die Haare die Grösse erreichen, die sie an normalen Blättern haben, so erhält man den Eindruck eines auffallenden Missverhältnisses zwischen dem Anhangsgebilde und dem tragenden Organ (Taf. XI, Fig. 3, 4, 12). (In den Zeichnungen wurden nur die Haare am Scheitel dargestellt). Wichtig ist, dass der Scheitel des Sprosses seine Entwickelung nicht einstellt, sondern weiter wächst und neue Blätter bildet; ebenso verhalten sich die Sprossanlagen in den Achseln der Blätter. Aus dem geringen Wachsthum der Blätter folgt, dass sie dem Scheitel nur schwachen oder keinen Schutz gewähren können. In der That stehen die Vegetationspunkte, hauptsächlich der Achselsprosse, oft nackt da.

Solche Sprosse findet man als accessorische Bildungen unter der primären Blüthe, ferner an der Basis der stärkeren Seitensprosse, hier ebenfalls als accessorische Producte. Sehr häufig haben sie die in Fig. 3 auf Taf. XI abgebildete Form, in der sie nur mit zwei oder vier Blättern versehen sind.

Besonders auffallend war folgende Erscheinung. An der Basis einer kurzen, mit Blüthen besetzten Achse, die selbst als accessorischer Spross entstanden war, fand sich ein ganzes Nest der eben beschriebenen Sprossanlagen. Einen Theil davon giebt Fig. 12, Taf. XI. In der Mitte sieht man den fast nackten Scheitel mit den beiden jüngsten Blattanlagen. Auf diese folgt das zweite Paar, dessen Glieder vorn und hinten stehen und die fast schon aufgehört haben zu wachsen. Daran schliessen sich die Blätter des nächsten Quirles, deren Achseln zwei Sprossanlagen führen, die eben beginnen, ihre Vorblätter anzulegen. Solcher Spross-Complexe

sassen vier beisammen, die sämmtlich aus einer Anlage hervorgegangen waren.

Wie die Figuren lehren, gewähren unsere Hemmungsbildungen einen verschiedenen Anblick, wenn sie von Scheiteln gebildet werden, deren Blätter noch zu Wirteln geordnet sind, oder solchen, an denen die Blätter schon Schraubenstellung angenommen haben.

Indem wir schliesslich auf die früher erwähnten Blüthengestalten hinweisen, die ebenfalls durch Hemmung des Wachsthums entstehen, heben wir noch den Umstand hervor, dass die eben erörterten Sprosse und Spross-Systeme ausschliesslich aus vegetativen Producten bestehen. Offenbar reicht die ungenügende Licht- und Wärmemenge zur Erzeugung von Blüthen nicht aus.

An die im Vorigen gegebene Erörterung der Blattstellung und Verzweigung der vegetativen Glieder wollen wir einige Bemerkungen über deren Entwickelung knüpfen. Diese steht mit der der Blüthen in so innigem Zusammenhange, ist ferner für die hier zu behandelnden Fragen von so grosser Bedeutung, dass wir sie nicht übergehen können.

Wie früher erwähnt, nehmen die ersten Blätter eines Sprosses Quirl-, die späteren Schraubenstellung ein. Der Quirl besteht der Anlage nach stets aus zwei nicht ganz gleichen Gliedern. Das eine entsteht auf der einen Seite des Scheitels, ihm gegenüber das andere etwas später (Taf. XI, Fig. 1, 2 und Taf. X, Fig. 21, 22). Der Scheitel selbst bleibt dabei als schwach gewölbte Kuppe stets erhalten und geht niemals in der Blattbildung auf. Gewöhnlich nehmen die oberen Ansatzstellen der beiden Blatthügel gleiche Höhe ein, doch können, wie an Achselsprossen beobachtet wurde, auch auffallende Ausnahmen von dieser Regel vorkommen (Taf. X, Fig. 27). Solche Fälle sind aber nicht häufig. Dass die Hügel ihrer Anlage und Entwickelung nach übrigens kleine Unterschiede zeigen, bedarf keiner besonderen Erwähnung.

Auch diese Scheitel stehen demnach, wie die der Sprosse des *Lepismium*[1]), im Widerspruch mit der von Schumann als allgemein giltig hingestellten Regel, dass an Vegetationspunkten mit decussirter Blattstellung der Scheitel bei jeder Anlage eines neuen Blattpaares in dessen Bildung aufgehe. Er behält hier stets seine flach ge-

1) H. Vöchting, l. c., p. 478.

wölbte Form bei, mag er die Blätter in Quirl- oder Schraubenstellung hervorbringen.

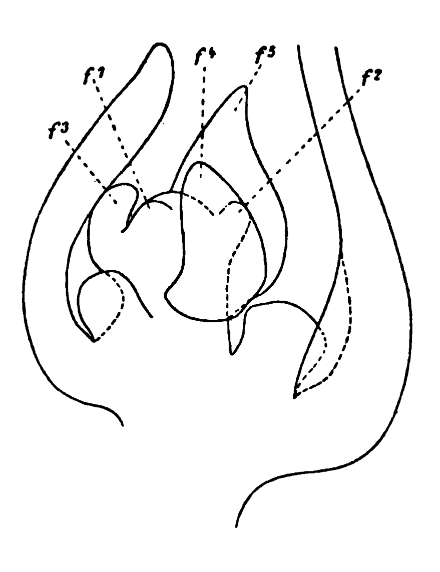
Wie aber vollzieht sich der Uebergang von der einen Stellung zur anderen? Darüber geben die Fig. 19, 25, 24 und 23 auf Taf. X Auskunft. In der ersten stehen sich die beiden ältesten, einem Quirl angehörenden Blätter, 4 und 5, noch fast genau gegenüber, auch ist der Grössenunterschied zwischen beiden sehr gering. Anders die beiden folgenden Blattanlagen. Sie sind nicht mehr um 180° von einander entfernt, sondern einseitig genähert. Das ältere, links stehende Glied 3 ist von dem, in der Zeichnung nach oben gewandten Blatte des älteren Quirles nicht um 90°, sondern nur um etwa 70° und von dem ihm schräg gegenüber stehenden nächst jüngeren, 2, um etwa 160° statt 180° entfernt. Das erste Glied des nun folgenden Paares, 1 in der Figur, weicht um einen beträchtlichen Winkel von der Mediane des ältesten Quirles ab; von dem zugehörigen jüngeren ist noch nichts zu gewahren. — Einen ähnlichen Vegetationspunkt stellt Fig. 25 dar, doch standen hier die beiden ältesten Blätter schon nicht mehr genau in Quirlstellung, ebenso in Fig. 24. Die Fig. 23 und 18 endlich zeigen Scheitel mit ausgebildeter spiraliger Ordnung der Glieder.

Ein Blick auf unsere Abbildungen überzeugt alsbald, dass die Stellung der Blätter, ihre quirlige und schraubige Ordnung, sowie der Uebergang von der einen zur anderen, nicht durch eigentlichen Contact verursacht werden kann, da ein solcher gar nicht stattfindet. Auch mit Hofmeister's Lückensatz und Schwendener's Anschluss-Theorie stehen die beobachteten Thatsachen nicht im Einklang. Will man diese Theorien aufrecht erhalten, so kann dies nur auf Grund von Hülfsannahmen innerer Widerstände geschehen, die wir schon an anderem Orte entwickelt haben.

Betrachten wir nunmehr das Scheitelende eines blüthenbildenden Sprosses in der Längenansicht. Die mit der Camera entworfenen Umrisse sind in der Figur auf S. 441 dargestellt. Unter dem mässig gewölbten Scheitel steht links oben die jüngste Blattanlage f^1, rechts die zweite f^2, links halb auf der Unterseite die dritte f^3, rechts vorn die vierte f^4 und rechts unten die fünfte f^5. Die Sprossanlagen in den Achseln der beiden letzten Blätter wurden, um eine Ueberhäufung der Zeichnung mit Linien zu vermeiden, nicht eingetragen, wohl aber die beiden zum sechsten und siebenten Blatt gehörenden Blüthenanlagen. Die erste ist ein Hügel noch ohne alle Gliederung, die zweite hat eben begonnen den Kelch zu

bilden. Jene steht mit ihrem Blatt links auf der Vorderseite, diese und ihr Blatt fallen mit ihrer Median-Ebene ziemlich genau in die Ebene der Zeichnung; am Blatt deutet die punktirte Linie die Median-Ebene, die ausgezogene Linie den oberen Umriss an.

Bevor wir die Gestaltung der Blüthe näher untersuchen, haben wir noch einen wichtigen Umstand hervorzuheben. Laub- und Blüthensprosse entstehen in der Blattachsel auf dieselbe Art und sind in ihrer ersten Anlage nicht zu unterscheiden. Allein sehr bald zeigt sich die Verschiedenheit: der werdende Laubspross erzeugt auf seinen von der Mediane rechts und links gelegenen Seiten zwei Vorblätter, deren Bildung an den Blüthensprossen unterbleibt. Hier beginnt die Gliederung, wie wir alsbald sehen werden, mit der Anlage des hinteren medianen Kelchblattes. Da die Blattachsel im einen, wie im anderen Falle denselben Raum gewährt, so hängt, wie ohne Weiteres einleuchtet, der Ort der ersten Phyllome nicht von der Stellung der umgebenden älteren Glieder ab. Es sind innere Ursachen, die bestimmen, ob eine Anlage zu einem Laub- oder Blüthenspross werden soll; es sind dieselben Ursachen, die damit zugleich den Ort der ersten Blatthügel angeben.



Wenden wir uns hiernach zur Entwickelung der normalen Blüthe.

Wie schon erwähnt, wird der Achselspross am Stengel über der eigentlichen Blattachsel angelegt, gelangt aber rasch in diese selbst (Taf. X, Fig. 26). Ob das junge Gebilde in der Scheitelansicht zuerst runden Umriss hat, wurde nicht festgestellt. Sicher ist aber, dass es sehr bald elliptischen Querschnitt erhält [Taf. XI, Fig. 9][1]). Es ist dabei in der Art orientirt, dass sein grosser

1) In dieser und in den folgenden Figuren sind nur die Umrisse der Anlagen, jedoch mit der Genauigkeit gezeichnet, die mir mit der Camera und dem Bleistift zu erreichen möglich war. In Beziehung auf die Objecte sei hinzugefügt, dass die Anlagen, wie sich von selbst versteht, zunächst an ihrem Orte in der Blattachsel, sodann

Durchmesser senkrecht auf der Median-Ebene des Tragblattes steht. Fig. 10 zeigt den Längendurchschnitt des Körpers. Sein Umriss lässt auf der rechten Seite des Scheitels eine kleine Erhöhung erkennen, die aber in anderen Fällen nicht beobachtet wurde. Der obere Theil der Anlage ist anfänglich nicht breiter als der untere; sobald aber eine gewisse Länge erreicht ist, entwickelt sich der Scheiteltheil stärker, ein Umstand, der die Kelchbildung einleitet. Diese beginnt damit, dass auf der der Achse zugewandten breiten Seite des Körpers eine Wölbung entsteht (Taf. XI, Fig. 13), die Anlage des ersten Kelchblattes. Auf diese erste folgen schnell rechts und links je eine weitere (Fig. 14), die beiden seitlichen hinteren Anlagen, und hierauf schliesslich die beiden vorderen (Fig. 21), deren erste Andeutung auch schon in Fig. 14 zu sehen war. Alle fünf Kelchblätter sind durch einen gemeinsamen basalen Theil verbunden, der gleich nach oder mit dem Hervortreten der Zipfel gebildet wird. Der Anlegung der Kelchzipfel entspricht die weitere Entwickelung. Das innere Blatt eilt im Wachsthum voran, sowohl der Länge als der Breite nach (Taf. XII, Fig. 17). Die beiden benachbarten seitlichen nehmen in der Regel nicht gleich rasch an Umfang zu, vielmehr bleibt das eine hinter dem anderen etwas zurück. Noch weniger schnell entwickeln sich die beiden vorderen Glieder, die gewöhnlich ebenfalls kleine Unterschiede im Wachsthum erkennen lassen. Die Insertions-Höhe der fünf Blätter mit ihrem Basal-Theil ist gleich (Taf. XI, Fig. 22 und 23, die den Durchschnitt einer ähnlichen Anlage giebt, wie Fig. 22, links die Lücke zwischen den beiden vorderen Kelchzipfeln).

Besonders zu betonen ist, dass der junge Blüthenspross zu der Zeit, wo er das erste Kelchblatt bildet, ringsum frei in der Blattachsel steht, dass jeglicher Contact mit älteren Gliedern fehlt. Zu näherer Erläuterung fügen wir noch Folgendes hinzu. Die Blüthenanlage steht normal unterhalb des Raumes zwischen zwei oberen Blättern, so zwar, dass die Entfernung vom einen Blatt grösser ist als die vom anderen. (Vergl. die Textfigur, wo der junge Blüthenspross rechts den Ort unter der Lücke zwischen den Blättern 4 und 5 einnimmt.) Bei der weiteren Entwickelung wächst zunächst das hintere Kelchblatt, später aber der ganze der Achse

---

aber auch im isolirten Zustande untersucht wurden. Man kann sie ohne grosse Schwierigkeit mit einer scharfen Scalpell-Nadel an ihrer Basis aus der Achsel herausschneiden und nun leicht in jede erforderliche Lage bringen.

zugewandte Theil der Blüthe in die Lücke hinein, und hierbei tritt dann Contact mit den umgebenden Gliedern ein. Dieser erfolgt aber noch nicht zu der Zeit, wo das erste Kelchblatt sich eben hervorzuwölben beginnt, ja selbst in dem in der Figur S. 441 rechts dargestellten Alterszustande ragt das hintere Kelchblatt noch nicht in die von den Blättern 4 und 5 gebildete Lücke. Und wohl zu beachten ist ferner, dass das fragliche Kelchblatt auch während der nächsten Entwickelungsstufen, wenn es schon in die Lücke hineinreicht, keines der beiden Laubblätter berührt; dies geschieht, wie gesagt, erst später. Man kann sich von diesen Verhältnissen leicht überzeugen, wenn man einen Scheitel, wie den in der Textfigur abgebildeten, durch Drehung in die erforderliche Lage bringt. Aber nicht nur auf der Stengelseite, sondern ringsum steht die Blüthenanlage frei in der Blattachsel. Von den Seiten her ragen keine Glieder in diese hinein, und das Tragblatt selbst, das anfangs flachen, inneren Umriss zeigt (Taf. X, Fig. 28a), hat zur Zeit der Kelchanlage am Achselspross die in Fig. 28b abgebildete mässig gekrümmte Gestalt angenommen.

Der junge Kelch, dessen Entstehung wir eben verfolgt haben, ist schon von deutlich zygomorpher Form. Man gewahrt dies am besten, wenn man ihn mit der Anlage des Kelches einer Pelorie von entsprechendem Alter vergleicht (Taf. XII, Fig. 7).

Verfolgen wir nun die weitere Gestaltung der Blüthe. Während der Kelchbildung hat der Scheitel die Form einer runden, zunächst schwächer, später stärker gewölbten Kuppe (Taf. XI, Fig. 22 u. 23). Nach dem in diesen Figuren gezeichneten Stadium tritt aber eine Aenderung des Umrisses ein. An den fünf, den Lücken zwischen den Kelchzipfeln gegenüberliegenden Punkten entstehen stumpf vortretende Ecken. Ob deren Bildung, ähnlich der des Kelches, im inneren Theile beginnt und von da nach aussen fortschreitet, wurde nicht sicher ermittelt. In etwas weiter vorgeschrittenem Zustande gleicht die Blüthenanlage, von oben gesehen, einer Schale, deren Rand mit stumpfen Ausbuchtungen, den Kelchblättern, versehen ist, und aus deren Mitte sich ein stumpf-fünfeckiger Sockel erhebt (Taf. XII, Fig. 5). Die Form dieses Sockels ist die eines ungleichseitigen Fünfecks; die Entfernung der beiden inneren Ecken von einander und von den beiden vorderen seitlichen ist grösser, als die Strecken zwischen diesen und der vorderen medianen Ecke. Auch in diesem Umstande tritt die Zygomorphie klar zu Tage. — Nicht zu übersehen ist dabei, dass

der Scheitel, wenn er die fünf Ecken bildet, die starke Wölbung verliert; erst später erhebt er sich wieder.

Das Auftreten der fünf Ecken bedeutet die Einleitung zur Bildung der Kronblätter. Ob die Ecken sich schon bei ihrem ersten Hervortreten auch nach oben emporwölben, konnte auch mit starken Vergrösserungen nicht mit Bestimmtheit festgestellt werden. Sicher ist aber, dass sie sich sehr rasch zu kleinen Hügeln gestalten, den Anlagen der Blumenblätter. Das Hervortreten der Ecken als einen von der Blumenblattbildung gesonderten, ihm vorausgehenden Vorgang zu bezeichnen, liegt kein Grund vor. Die beiden Dinge sind nur Stufen eines und desselben Processes. — Es schien, als entwickelten sich die beiden hinteren Blattanlagen etwas rascher als die vorderen, doch war der Unterschied gering und konnte in einzelnen Fällen gar nicht wahrgenommen werden. Sehr bald nach diesen Hügeln bilden sich fünf weitere, die Anlagen der Staubblätter (Taf. XI, Fig. 20). Sie wechseln mit jenen ab und stehen dem Mittelpunkte des Scheitels etwas näher. Von ihnen entwickelt sich das hintere zuerst, dann treten die beiden seitlichen hinteren und nach diesen die beiden vorderen auf. Diese Folge der Anlagen wurde in einzelnen Fällen sicher wahrgenommen, doch sind die Unterschiede in der Grösse der Hügel nur gering und es ändert sich das Verhältniss bald. Im Laufe der weiteren Entwickelung bleibt der hintere Hügel zurück, während die anderen vier rasch heranwachsen. Die Ungleichheit in der Entwickelung ist aber nicht immer dieselbe; bald verlangsamt jener sein Wachsthum früher, bald später. Hier und da kommt es auch vor, dass die beiden vordern Anlagen, die, den Blumenblättern entsprechend, einander etwas näher stehen als den beiden hinteren, diesen in der Entwickelung etwas voraneilen.

Nach der Anlegung der Staubblätter wölbt sich der Scheitel der Blüthe, der, wie wir sahen, bei der Bildung der Blumenblätter fast flach geworden war, wieder stärker empor und erzeugt in seinem mittleren Theile die letzten Glieder, die beiden Fruchtblätter. Sie entstehen in der Mediane der Blüthe als kleine Hügel von halbmondförmiger Gestalt, deren Concavitäten einander zugewandt sind (Taf. XII, Fig. 2). Ihr ferneres Wachsthum, die Entstehung der Placenten, die schon in dem Fig. 1 auf Taf. XII dargestellten Zustande sichtbar werden, wurden, weil mit unserer nicht zusammenhängend, nicht verfolgt.

In Beziehung auf den Umriss der ganzen jungen Blüthe sei noch einmal darauf hingewiesen, dass in der Kelch-Region anfänglich der obere, in der Kron-Region dagegen der untere Theil breiter ist. In beiden spricht sich die zygomorphe Gestaltung deutlich aus. Gewöhnlich verlängert sich die Anlage in der Median-Richtung (Taf. XII, Fig. 2, 1), doch findet man gelegentlich auch fast runde Blüthen im Alter der in der letzten Figur dargestellten (Taf. XII, Fig. 3).

Entwickelung der Pelorien.

Als im Herbst 1894 die Untersuchung der Blüthenentwickelung begonnen wurde, gelang es trotz vielen Suchens nicht, junge Zustände von Pelorien zu beobachten. Später, nachdem bestimmt worden war, mit welchem Grade von Wahrscheinlichkeit erwartet werden darf, einer Pelorie zu begegnen, sah man ein, dass es als ein glücklicher Zufall zu bezeichnen gewesen wäre, wenn man bei der Untersuchung der gewöhnlichen Sprosse auch nur eine Anlage der abnormen Gestalten getroffen hätte. Die Hoffnung, dass sich die Frage im Herbst 1895 werde entscheiden lassen, sollte in höherem Maasse erfüllt werden, als man erwarten durfte. Unter unseren Topf-Kulturen befanden sich, wie früher erwähnt, Pflanzen, die anfangs nur normale, später aber auch abnormale Blüthen in beträchtlicher Zahl hervorbrachten. Besonders die Durchmusterung der kurzen accessorischen Sprosse führte eine ganze Reihe von Pelorien-Anlagen zu Gesicht. Einige davon wollen wir nunmehr näher betrachten. Vorauszusenden ist, dass sie sämmtlich Seitensprosse mit normaler Stellung in der Blattachsel waren.

Wir beginnen mit der in Fig. 12 auf Taf. XII abgebildeten Anlage; an ihr ist, wie in den folgenden Abbildungen, durch *i* die nach innen, durch *a* die nach aussen gewandte Seite bezeichnet; die Mediane schneidet das kleine innere Kelchblatt in dessen Mitte und trifft die Lücke zwischen den beiden äusseren Kelchgliedern. Die Grösse der Blätter giebt die Entstehungsfolge deutlich an; diese ging augenscheinlich nach $\frac{2}{5}$ vor sich. Zuerst bildete sich das vordere linke, in der Zeichnung hinten liegende Blatt, ihm folgte das rechte hintere, diesem das linke hintere, hierauf das rechte vordere und als letztes endlich das mediane hintere. Dieses war also das jüngste, die ganze Entwickelung von der der normalen Blüthe völlig abweichend.

Offenbar dieselbe Bildungsfolge hatten die Kelchblätter in dem in Fig. 9, Taf. XII gegebenen Falle. Das linke äussere wird das erste gewesen sein, dem sich die anderen mit $\frac{2}{5}$ anschlossen, sodass auch hier das innere kleinste Blatt das jüngste war. Diese Knospe zeichnete sich durch ungewöhnliche Grösse aus.

In dieselbe Reihe gehört sehr wahrscheinlich auch die in Fig. 7, Taf. XII in der Scheitelansicht dargestellte Anlage. Man darf annehmen, dass das linke vordere, in der Zeichnung rechte, Blatt zuerst entstand und dass darauf die weiteren nach $\frac{2}{5}$ Ordnung folgten.

Bevor wir zur Schilderung der abweichend gebauten Formen übergehen, sei bemerkt, dass in einer solchen regelmässigen Pelorie mit $\frac{2}{5}$ Stellung des Kelches auch die Anlage der Krone beobachtet wurde. Das stumpfe Fünfeck, das die Blumenblattbildung einleitet, war hier von annähernd gleichseitiger Gestalt, dem actinomorphen Plan der Blüthe entsprechend.

Etwas abweichend von den beschriebenen ist die Anlage Fig. 16, Taf. XII. Hier war das innere Blatt das kleinste; die benachbarten beiden seitlichen hatten den grössten Umfang und waren unter sich etwa gleich gross; von den beiden vorderen, kleiner als die vorigen, war das linke, in der Zeichnung oben gelegene, etwas grösser als das rechte. Hatte hier die Anlegung der Blätter mit den beiden grossen seitlichen begonnen? Auf Grund der Grössenverhältnisse könnte man dies annehmen. Sicher entscheiden liess sich die Sache jedoch nicht. Auch an der in Fig. 10, Taf. XII gezeichneten Anlage war die Entstehungsfolge der Glieder nicht mehr deutlich zu erkennen.

Gänzlich abnormen Bau hatte die Knospe, deren Bild Fig. 7, Taf. XIII giebt. An ihr war das eine seitliche hintere Blatt am bedeutendsten entwickelt, das gegenüberstehende, in der Zeichnung vordere, erheblich kleiner; wenig grösser als dieses war das eine vordere und ungefähr von gleichem Umfange das innere Blatt. Dagegen fehlte noch das fünfte Glied, an seinem Orte fand sich eine grosse Lücke. Von einer Regel in der Entstehung der Blätter liess sich hier nichts erkennen. Vielleicht wäre aus dieser Knospe eine der ganz abnorm gestalteten Pelorien hervorgegangen, wie man sie zuweilen beobachtet. — Dasselbe gilt von der Anlage Fig. 11, Taf. XII, die, wie die vorige, einen durchaus abnormen Anblick gewährt.

Die Beschreibung weiterer Anlagen von 5zähligen Pelorien dürfen wir unterlassen. Eine Anzahl von Beispielen, die noch beobachtet wurden, glichen fast vollständig den zuerst erörterten, die somit als die in der Regel vorkommenden betrachtet werden können.

Von den Pelorien-Anlagen mit abweichenden Zahlenverhältnissen wurde nur eine, den 4zähligen angehörende, wahrgenommen (Fig. 13, Taf. XII). Wie man sieht, wurden hier zunächst zwei opponirte Blätter angelegt und nach diesen erst verhältnissmässig spät die beiden damit alternirenden, deren hinteres in der Zeichnung durch den Vegetationspunkt verdeckt wird. Die beiden grossen Blätter standen rechts und links von der Mediane. Eine andere Deutung der Anlage als der einer 4zähligen Pelorie scheint ausgeschlossen zu sein.

Entwickelung der nach dem Schema $\frac{1}{4}$ gebauten Blüthen.

Von den Anlagen zygomorpher Anomalien gelang es uns, drei zu Gesicht zu bekommen, alle der Gruppe $\frac{1}{4}$ angehörend. Die erste zeigt Fig. 15, Taf. XII. Die Anlage hat zwei hintere grosse, zwei kleinere seitliche vordere und ein noch kleineres äusseres Kelchblatt. Die Mediane trifft hier das zuletzt genannte Blatt und die Lücke zwischen den beiden hinteren Gliedern, wie in der fertigen Blüthe. Mit der Anlage der hinteren Kelchblätter ist alles Weitere gegeben. In der Mitte vor ihnen entsteht das hintere Blumenblatt, das später zur Oberlippe wird; vor den vier übrigen Kelchblattlücken bilden sich die vier Hügel, aus denen in der Folge die Unterlippe hervorgeht.

Die zweite Anlage ist die in Fig. 8, Taf. XII dargestellte. Hier waren ebenfalls zwei hintere grosse Blätter vorhanden, an die sich wieder zwei vordere seitliche und ein medianes mit abnehmender Grösse schlossen. Sowohl diese als die vorige Blüthe hatten dieselbe Stellung in ihren Blattachseln, wie sie normalen Blüthen zukommt; ihre beiden hinteren Kelchblätter ragten zwischen die beiden Laubblätter empor, die oberhalb der Blüthe standen.

Die zuletzt beschriebene Blüthenanlage war von auffallender Grösse. Sie gehörte einem späten accessorischen Spross an und hatte den noch jungen Scheitel zur Seite gedrängt. Dasselbe wurde an der dritten Anlage wahrgenommen, die ebenfalls abnorm grossen Umfang hatte und auch sonst ähnlich gebaut war (Fig. 3, Taf. XIII). Ob auch die früh an den langgestreckten Achsen entstehenden

Anlagen nach $\frac{1}{4}$ durch besondere Grösse ausgezeichnet sind, konnte nicht festgestellt werden, doch lehrt die Fig. 15, Taf. XII, dass mit der abnormalen Stellung der Glieder nicht auch besondere Grösse der Anlage verbunden zu sein braucht. Auch sei daran erinnert, dass an einzelnen 5zähligen Pelorien-Anlagen, wie der in Fig. 9, Taf. XII abgebildeten, abnormer Umfang und damit verbunden die Ablenkung des Scheitels beobachtet wurde (Fig. 1, Taf. XIII), während die Mehrzahl normale Grösse und gewöhnliche seitliche Stellung hatte.

Entwickelungs-Vorgänge bei anderen Arten.

Die Untersuchung einer Anzahl weiterer Arten lehrt, dass innerhalb der Glieder derselben Gattung auffallende Verschiedenheiten vorkommen. Diese betreffen vor Allem den Bau des Sprossscheitels, die relative Schnelligkeit in der Anlage und im Wachsthum der Blüthe; ferner die Länge der jungen Blüthenstiele und die Gestalt der Blüthenanlage selbst. Auf einige dieser Abweichungen soll ein rascher Blick geworfen werden.

Linaria Cymbalaria. Gleich diese der *L. spuria* nahe verwandte Art weist nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten auf. Der Achselspross, der, wie bei jener Art, in der Blattachsel auf der Stengelseite angelegt wird, wandert auch hier in den von Blatt und Stengel gebildeten Winkel, wölbt sich rasch empor, nimmt dann aber eine andere Gestalt an. Der Scheitel erhebt sich in dem der Achse zugewandten Theile und erhält die Form, wie sie die Anlage in der linken Blattachsel des Scheitels der *L. tristis* (Taf. XIII, Fig. 15) hat. An diesem Gebilde werden nun die Kelchblätter in derselben Ordnung angelegt, die wir bei *L. spuria* wahrnahmen (Taf. XIII, Fig. 2 u. 4). Der erste Hügel tritt auf der Innenseite hervor, ihm folgen die beiden benachbarten seitlichen und diesen die zwei vorderen; das hintere Blatt eilt hier nicht so rasch im Wachsthum voran wie bei *L. spuria.* Kurz vor und während der Kelchbildung streckt sich der Stiel und hebt die Anlage über den Vegetationspunkt der Mutterachse empor. Dieser selbst wendet sich dabei nach der der Blüthe gegenüberliegenden Seite, sodass es aussieht, als habe ihn der Tochterspross zur Seite gedrängt, ein Verhältniss, das aber später wieder ausgeglichen wird. — An dem Anfangs stark gewölbten, dann flacher gewordenen, nach der Aussenseite gesenkten

Scheitel der Blüthe bilden sich die Blumen-, Staub- und Fruchtblätter in ähnlicher Weise wie bei *L. spuria*.

Die eben beschriebenen Abweichungen der *L. Cymbalaria* von der *L. spuria* sind um so auffallender, als die beiden Arten in ihrem Wuchs und in der Stellung der Blüthen grosse Aehnlichkeit zeigen.

L. multipunctata. Diese und die folgende Art haben aufrechte Achse, an deren oberem und mittlerem Theile die Blüthen stehen, ohne aber doch einen geschlossenen Blüthenstand zu bilden, wie man ihn bei *L. vulgaris* findet. Am Ende der Achse stehen die Blüthen dicht, köpfchenartig gedrängt. Der Scheitel mit seinen jüngsten Producten gewährt das in Fig. 14 auf Taf. XIII gegebene Bild. Der Vegetationspunkt ist verhältnissmässig klein; vorn steht sein jüngstes Blatt, f^1. In der Achsel des zweiten Blattes, f^2, ist ein Achselspross gebildet, der schon grösseren Umfang hat als der primäre Vegetationspunkt. Die Achsel des dritten Blattes führt eine schon weit entwickelte Blüthe, die hoch über dem Scheitel emporragt, trotzdem sie kaum einen Stiel besitzt. Die Achselsprosse erfahren hier also ein auffallend rasches Wachsthum gegenüber dem Scheitel. In Fig. 6, Taf. XIII ist noch ein zweiter Vegetationspunkt mit der Blüthenanlage in der Achsel des zweiten Blattes dargestellt. Auch hier hat der Tochter- den Mutterscheitel an Umfang schon überflügelt. Ob an diesem noch ein höher als f^1 stehendes Blatt in der Bildung begriffen war, konnte nicht sicher festgestellt werden. Aus den Figuren erhellt, dass die Blätter in relativ grossen Zeitabständen angelegt werden, und dass daher die Grössenunterschiede der aufeinander folgenden Glieder beträchtlich sind.

Die Blüthentheile werden in der für die vorigen Arten erörterten Weise angelegt. Auch hier entwickelt sich das hintere Kelchblatt nicht so schnell wie bei *L. spuria*. Wie Fig. 12 auf Taf. XIII lehrt, bleibt das Staminodium in der Entwickelung früh zurück.

L. tristis. Aehnlich wie bei der eben beschriebenen Art sind die Verhältnisse bei *L. tristis*, doch tritt der Scheitel hier nicht ganz in dem Maasse hinter seine Achselsprosse zurück wie bei *L. multipunctata*. Ungefähr dasselbe lässt sich von *L. speciosa* sagen.

L. spartea gehört ebenfalls zu dieser Gruppe. Die Anlage der Sprosse in der Blattachsel und ihre erste Entwickelung bedarf

keiner Beschreibung. Dagegen zeigt die weitere Gestaltung der Blüthe einige nicht zu übersehende Abweichungen von der bei *L. spuria* beobachteten, die theilweise auch schon den zuletzt behandelten Arten zukommen. Die junge Blüthenanlage hat einen nach aussen abfallenden Scheitel. An ihm entsteht wieder das innere Kelchblatt zuerst, bleibt aber noch mehr in der Entwickelung zurück, als es bei *L. Cymbalaria* geschieht; auch ragt der Scheitel noch weniger hervor, und der Stiel streckt sich zunächst gar nicht (Taf. XIII, Fig. 8). Die sonstigen Unterschiede gehen aus der Flächenansicht Fig. 5, Taf. XIII deutlich hervor. Die ganze Blüthenanlage ist breiter als bei *L. spuria*. Das innere Kelchblatt tritt kaum hervor. An dem Körper in der Mitte werden eben die Kronblätter als schwach hervortretende Hügel angelegt. Hier war deutlich zu sehen, dass mit der Bildung der fünf stumpfen Ecken auch die Emporwölbung der Blumenblattanlagen verbunden ist.

L. peltata, eine der Arten mit Quirlstellung der Blätter; die einzelnen Wirtel selbst sind hier zweigliedrig. Die Untersuchung des Scheitels zeigt, dass die Blätter ähnlich entstehen, wie an den Sprossen der *L. spuria* in der Region der Quirlstellung. Sie bilden sich seitlich unterhalb des Scheitels; dieser geht nicht in der Blattbildung auf (Taf. XIII, Fig. 10 und 11, die denselben Scheitel darstellen, 10 den Durchschnitt in der Median-Ebene des jungen Blattpaares, 11 den dazu senkrechten Schnitt). Die Achselsprosse entstehen sehr früh, man beobachtet sie schon in den Achseln des zweiten Blattpaares auf der Sprossseite. Anfangs gleichmässig gewölbt, entwickeln sie sich bald stärker in ihrem inneren Theile und bilden nun die nach aussen abfallenden Blüthenscheitel (Taf. XIII, Fig. 9), deren weitere Gestaltung wir nicht zu schildern brauchen, da sie sich den zuletzt betrachteten Arten eng anschliesst.

Endlich sei noch der *L. vulgaris* erwähnt, deren Scheitel von allen verschieden ist, die wir bisher untersucht haben. Die Blüthen entstehen an der sich verlängernden Achse in rascher Folge, stehen gedrängt übereinander, und bilden so schon der Anlage nach mit der Tragachse einen eigentlichen Blüthenstand. Die Entwickelung der Blüthe wurde im Einzelnen nicht verfolgt, doch wurde erstens festgestellt, dass sie zu der Gruppe gehört, in der die junge Blüthenanlage einen nach aussen abfallenden Körper bildet. Zweitens wurden verschiedene Entwickelungsstufen frei präparirt und dabei beobachtet, dass die Vorgänge sich im Wesentlichen so

vollziehen, wie es bei den bisher behandelten Arten der Fall ist. Besonders gilt dies von der Anlage des Kelches, der Blumen- und Staubblätter.

Zusammenfassung und allgemeine Erörterung.

An die Darstellung der Einzelheiten wollen wir nunmehr eine kurze Uebersicht und daran allgemeine und vergleichende Betrachtungen knüpfen.

Bei aller Uebereinstimmung in den Hauptpunkten der Entwickelung der normalen Blüthe weisen die einzelnen Arten unserer Gattung doch einige beachtenswerthe Verschiedenheiten auf. Die wichtigste besteht darin, dass der junge Achselspross bei *L. spuria* und *Elatine* in der Richtung der Mediane eine gleichmässig gewölbte Kuppe darstellt, während er sich bei allen übrigen Arten ungleich, im inneren Theile stärker als im äusseren entwickelt, und in Folge dessen nach aussen abfällt. Verschiedenheiten zeigen sich ferner in der Bildung des Kelches. Bei allen Arten wird das innere mediane Blatt zuerst angelegt, doch entwickelt es sich ungleich rasch. Bei *L. spuria* und *Elatine* eilt es im Wachsthum beträchtlich voran, bei *L. Cymbalaria* weniger und bei *L. spartea* u. a. entwickelt es sich etwa so rasch, wie die beiden hinteren Seitenglieder. Verschieden ist ferner die Gestalt des Blüthenkörpers zur Zeit der Kronenanlage. Bei *L. spuria* ist sie mehr in die Länge entwickelt als bei *L. spartea*, Formen, zwischen denen sich Uebergänge finden. Verschieden ist endlich noch die Bildung des Stieles. Bei *L. spuria, Elatine* und *Cymbalaria* entwickelt er sich rasch zu einiger Länge, während er bei anderen Arten, wie bei *L. spartea, vulgaris* u. a. zunächst kaum sichtbar ist oder doch sehr kurz bleibt. Doch hängt das Verhalten des Stieles nicht etwa mit der Verschiedenheit der jungen Blüthenanlage zusammen; wir finden den langen Stiel sowohl bei *L. spuria*, der Form mit gleichmässig gewölbtem Scheitel, als bei *L. Cymbalaria*, einer Art mit einseitig stärker wachsendem Scheitel.

Soviel über die Verschiedenheiten. Bei allen Arten gleich ist dagegen die Anlage des Kelches von innen nach aussen, die „absteigende" Entwickelung. In der Hauptsache gleich ist ferner die Bildung des Fünfecks bei der Anlage der Krone, die Entstehung der fünf Staubblätter, die rasche Entwickelung der vier fertilen und das Zurückbleiben des Staminodiums, endlich die Anlage der Fruchtblätter.

Von den zygomorphen Anomalien konnte nur die Entwickelung der nach dem Schema $\frac{1}{4}$ gebauten verfolgt werden. Bei ihr entstehen auf der Innenseite rechts und links von der Mediane je ein Kelchblatt; ihnen schliessen sich zwei vordere seitliche an und diesen folgt ein vorderes medianes. Die Grössenverhältnisse stufen sich, wie in der normalen Blüthe, von innen nach aussen ab.

Gänzlich abweichend von der der zygomorphen Formen ist die Entwickelung der Pelorien. Bei den 5zähligen scheint es Regel zu sein, dass der Kelch nach $\frac{2}{5}$ angelegt wird, als erstes Blatt eines der beiden vorderen, das hintere mit medianer Stellung. Dem entspricht die Bildung eines annähernd gleichseitigen stumpfen Fünfecks bei der Anlage der Krone, ferner von fünf gleichen Staubblatthügeln, die sich sämmtlich zu fertilen Gebilden entwickeln. Neben dieser regelmässigen Gestalt kommen andere vor, die in der Folge der Kelchblätter keine Regelmässigkeit erkennen lassen, Formen, aus denen wahrscheinlich die hier und da vorkommenden, völlig unregelmässig gebauten Blüthen hervorgehen.

Bei den 4zähligen Pelorien endlich entstehen die Kelchblätter in alternirenden Paaren, deren erstes, im Wachsthum voraneilendes, rechts und links von der Median-Ebene des Tragblattes steht.

Vergleichen wir nun die Ergebnisse unserer Untersuchung der zygomorphen Blüthen mit den Angaben unserer Vorgänger.

Es soll mit der Arbeit Schumann's begonnen werden, um so mehr, als in ihr die Gattung *Linaria* einen bevorzugten Platz einnimmt. Leider waren wir nicht im Stande, die von Schumann besonders berücksichtigten Arten *L. marrocana*, *bipartita* und *triphylla* näher zu untersuchen, doch gehören sie der Beschreibung nach zu den Formen, die einen nach aussen abfallenden Blüthenscheitel bilden, und dürften sich nicht wesentlich von *L. Cymbalaria*, *spartea* und ähnlichen unterscheiden. Die Zusammenstellung der Angaben Schumann's mit den unsrigen lässt nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten erkennen. Nach ihm entstehen an dem Blüthenscheitel zunächst zwei seitliche Hügel, Läppchen, die mit der Spitze des Primordiums die drei ersten Kelchblätter bilden. Aus der Spitze des Primordiums ginge sonach das eine Kelchblatt hervor. Davon haben wir nichts wahrgenommen. Stets sahen wir zuerst das hintere Kelchblatt auftreten, darauf die beiden seitlichen hinteren und hiernach die beiden vorderen. Nun „lappt sich“

nach Schumann der Blüthenboden, er zieht sich zwischen die Kelchblätter hinein, ohne aber schon Blumenblätter anzulegen. Zunächst entstehen die zwei später fertilen hinteren Staubblätter als grosse Kalotten, zwischen denen man oben einen kleinen Hügel, das Staminodium, und vorn ein kleines Läppchen bemerkt, das mediane vordere Blumenblatt. Später heisst es jedoch, dass die Blumenblattanlagen sich durch die Lappung des Blüthenbodens vor den Staubblättern bilden, sich aber erst nachher weiter entwickeln. Im Contact mit den hinteren sprossen die beiden vorderen Staubblätter hervor, auf die endlich nach einer Dehnung des Blüthenbodens die Fruchtblätter folgen (vergl. S. 431).

Wir fanden, dass die Blumenblätter vor den Staubblättern angelegt werden, dass die Bildung der letzteren innen beginnt und nach aussen fortschreitet, dass die Unterschiede in der Entwickelung anfänglich jedoch sehr gering sind. Wir beobachteten, dass dann aber die obere Anlage, das spätere Staminodium, im Wachsthum zurückbleibt, während die vier übrigen sich rasch entwickeln, manchmal die zwei vorderen etwas schneller, seltener die hinteren, in anderen Fällen alle vier etwa gleichmässig. Bilder, wie Schumann sie in seiner Fig. 13, Taf. IX gegeben, haben wir niemals wahrgenommen, nie gesehen, dass die zwei hinteren Staubblätter in so auffallender Weise voraneilen. Oder sollten sich die von Schumann untersuchten Arten so verschieden verhalten von denen, die wir studirten? Das ist doch wenig wahrscheinlich.

Auf Schumann's Darstellung der Entwickelung der Blüthen der übrigen Scrophulariaceen, besonders der *Verbascum-* und *Pentstemon*-Arten, wollen wir, da uns eigene Anschauung fehlt, hier nicht eintreten.

Weichen die Ergebnisse unserer Untersuchung in verschiedenen Punkten von denen ab, die Schumann erhalten, so stimmen sie dagegen in der Hauptsache mit den Angaben Payer's über die Entwickelung des *Lophospermum erubescens* überein. Wie in der literarischen Uebersicht angegeben, gehört diese Art zu den Formen mit stark nach aussen abfallendem jungem Blüthenboden. Abweichend von den bei den Linarien beobachteten Verhältnissen sollen hier erst die zwei vorderen und das hintere und danach erst die beiden seitlichen hinteren Kelchblätter entstehen. Von den Staubblattanlagen eilt die obere, später zum Staminodium werdende, anfänglich den übrigen voran und wird erst später von diesen überflügelt.

Was die Aehnlichkeit anlangt, die die Entwickelung der Blüthen der *Martynia proboscidea* mit der der Linarien zeigt, so wolle man darüber die Arbeit Baillon's und den der Gattung gewidmeten Abschnitt in dem Werke Schumann's vergleichen.

Damit gelangen wir zur Erörterung einiger theoretischen Fragen.

In einer früheren Arbeit wurde gezeigt, dass die bekannten, von Hofmeister[1]) entwickelten Vorstellungen zur Erklärung der Blattstellungen, ebenso wie die Anschluss-Theorie Schwendener's[2]) mit bestimmten, durch unsere Untersuchung festgestellten Thatsachen nur unter der Annahme gewisser Hilfs-Hypothesen aufrecht zu halten sind[3]). Jene Thatsachen gehören lediglich dem vegetativen Gebiete an. Aufgabe des entwickelungsgeschichtlichen Theiles der vorliegenden Arbeit ist, wie schon im Eingang hervorgehoben, die Theorien an einem geeigneten Beispiele aus dem Bereiche der Blüthenentwickelung zu prüfen.

Hofmeister gründete seine Ansichten auf Untersuchungen sowohl aus der vegetativen als der Blüthen-Region. Schwendener stützte seine Theorie zunächst nicht auf die Blüthe der Angiospermen, führte aber im vierten Abschnitt seines Werkes aus, wie man seine Theorie auf sie ausdehnen könne, wie man die mannigfaltigen besonderen Erscheinungen, die die Blüthe darbietet — es sei nur an den Abort, die intercalaren Sprossungen, Verwachsung und Verzweigung, die Zygomorphie u. s. w. erinnert — durch die Theorie erklären könne[4]).

---

1) W. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse, Leipzig 1868, p. 439 ff.

2) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878.

3) Vöchting, l. c., p. 484 ff.

4) In seiner letzten Arbeit über Blattstellung hat Schwendener (Die jüngsten Entwickelungsstadien seitlicher Organe und ihr Anschluss an bereits vorhandene. Sitzungsber. d. k. Akademie d. Wissensch. zu Berlin 1895, p. 645 ff.) noch einmal seine theoretischen Ansichten dargelegt. Er unterscheidet nunmehr streng — wie uns scheint, strenger als in seinen früheren Arbeiten — zwischen zwei Stadien in der Entstehung der seitlichen Sprossungen, einem, das erst secundär eintritt, in dem die Glieder sich wirklich berühren, und einem, das voraufgeht, in dem sie noch nicht in Contact stehen. In diesem Stadium zeigen die Anlagen aber schon dieselben relativen Abstände von einander, wie die vorhergehenden älteren, welche bereits höckerartig vorspringen. Jeder Anlage entspricht also eine gewisse Area, ein bestimmtes Entwickelungsfeld, das

Das, was von Schwendener hinsichtlich der Blüthe in grossen Zügen und im Allgemeinen angedeutet wird, versucht Schumann im Einzelnen durchzuführen. Ausgedehnte neue Untersuchungen der verschiedensten mono- und dikotylen Familien führen ihn zu der Ueberzeugung, dass die Anschluss- und Contact-Theorie durch die Entwickelung der Blüthen allgemein bestätigt werde. Er findet, dass nur die räumlichen Verhältnisse am Vegetationspunkte für die Entstehung der neuen Gebilde entscheidend sind, dass die Glieder in lückenlosem Contact auftreten. Hören wir ihn selbst[1]).

„Wenn man sich einen Spross in derjenigen Region betrachtet, welche beschäftigt ist, Neubildungen, insonderheit neue Blüthen zu erzeugen, so wird man fast ausnahmslos die Wahrnehmung machen, dass sich die Organe in einem lückenlosen Zusammenschlusse, in engem Contacte befinden. Jeder Winkel, welcher zwischen zwei älteren Körpern sich aufgethan hat, wird auf das Engste und Knappste von jüngeren Gebilden ausgefüllt, und machen sich durch die Wachsthumsprocesse Bewegungen geltend, so werden die Lücken, welche nothwendiger Weise entstehen müssten, im Momente der Bildung wieder von den Neuanlagen in Anspruch genommen. Fassen wir unter den Körpern ein junges Blüthenprimordium in's Auge, so sehen wir, dass auch dieses sich einschmiegt an allen Stellen, wo sich ein freier Platz bietet, und

---

sie im Verlaufe ihrer Ausgestaltung vollkommen ausfüllt, aber nicht überschreiten kann, weil die benachbarten Anlagen die ihnen zugemessenen Felder ebenso vollständig beanspruchen.

Schwendener lässt dahingestellt, welcher Ausdruck für die eben angedeuteten räumlichen Beziehungen passender sei, ob Contact oder Anschluss. Mir scheint, man sollte die Bezeichnung Contact hier durchaus vermeiden. Die Ursachen, welche die räumlichen Dispositionen bewirken, haben im Innern des Gewebes ihren Sitz und sind uns ihrer Natur nach unbekannt. Der Ausdruck Contact wird leicht dazu führen, die für den wirklichen Contact der schon älteren Glieder entwickelten Vorstellungen auf das noch unbekannte Gebiet zu übertragen, und so zu Unbestimmtheit Veranlassung geben. Das Werk Schumann's zeigt dies deutlich.

Unsere eigenen Untersuchungen drehen sich ausschliesslich um die primären, vor dem eigentlichen Contact stattfindenden Verhältnisse. Für die späteren, in denen die Glieder thatsächlich in Berührung gelangen und sich dadurch beeinflussen, hat Schwendener auf breiter mechanischer Grundlage eine Theorie von seltener Vollendung geschaffen. Wenn man bedenkt, welcher Missbrauch in der Biologie mit dem Worte Theorie getrieben wird, wie oft unreife hypothetische Vorstellungen und mangelhafte Einfälle als „Theorien" in die Welt gesetzt werden, dann gewährt der Anblick einer wirklichen Theorie, wie der Schwendener'schen, eine wahre Befriedigung.

1) l. c., p. 500.

in diesem Sinne kann man wirklich davon sprechen, dass sich ein Vegetationskegel wie eine halbplastische Masse verhält, die alle Ecken ausgiesst".

Es ist also die Gestalt des Primordiums abhängig „von den Räumen, welche durch die Veränderungen in der Lage der benachbarten Organe, d. h. durch die Bewegung derselben geboten werden. Aus der Richtigkeit dieses Satzes kann auch die Umkehr nicht angezweifelt werden, dass die Gestalt des Primordiums bei lückenlosem Contacte ein Indicator ist für die zur Verfügung stehenden Räume".

Die Ansichten, die Schumann in diesen Sätzen ausspricht und die seiner ganzen Darstellung zu Grunde liegen, stützen sich zwar auf Schwendener's Theorie, allein die Folgerungen, zu denen er gelangt, sind eigener Art und haben mit jener Theorie nur lockeren Zusammenhang.

Sehen wir nun, ob die von uns beobachteten Thatsachen mit den Angaben und Ansichten Schumann's übereinstimmen, und beginnen wir mit der Gestalt des Primordiums in der Blattachsel.

Nach Schumann soll dieses Gebilde, dem Raum zwischen Tragblatt und Achse entsprechend, stets elliptischen Querschnitt haben, gleichviel, ob es den Anfang eines Laub- oder Blüthensprosses darstellt. Fast ausnahmslos entstehen „in den Enden der langen Achsen zwei Primordialblätter"[1]). Bei unserer *Linaria spuria* fanden wir in Uebereinstimmung mit Schumann, dass die Achselsprossanlage im Querschnitt elliptischen Umriss hat, und dass der grosse Durchmesser senkrecht zur Mediane des Tragblattes gerichtet ist. Diese Form aber verdankt sie nicht dem Contact mit Tragblatt und Achse, denn sie steht frei in der Achsel. Die Anlage verhält sich nun verschieden, wenn sie sich zum Laub- oder Blüthenspross gestaltet. Im ersten Falle bilden sich an den Enden der grossen Achse zwei Hügel, die Anlagen der beiden Vorblätter rechts und links von der Median-Ebene. Im zweiten Falle fehlen diese Blätter; der erste Hügel, das älteste Kelchblatt, entsteht auf der der Mutterachse zugewandten Seite des Körpers, im Anschluss daran erst die beiden seitlichen hinteren und hiernach die beiden vorderen Kelchblätter. Im einen wie im anderen Falle steht die Anlage ringsum frei, die umgebenden Glieder üben keinen directen Einfluss auf sie aus. Die Gestaltung des Achselsprosses

---

1) l. c., p. 501.

hängt also von inneren Ursachen ab, die vor der Blattbildung wirksam sind und den Ort des ersten Gliedes bestimmen, je nachdem ein Laubspross oder eine Blüthe hervorgebracht werden soll.

So der Laubspross und die normale Blüthe. Der Widerspruch gegen die Regel Schumann's steigert sich aber noch beträchtlich, wenn man die Pelorien und die übrigen Anomalien betrachtet, diese Bildungen, von denen man versucht sein möchte zu behaupten, dass die Natur sie theilweise darum geschaffen habe, um uns zu zeigen, was alles sie aus äusserlich derselben Sprosslage in derselben Blattachsel zu gestalten vermöge.

Bei den 5zähligen Pelorien entsteht der Kelch gewöhnlich nach $\frac{2}{5}$ Ordnung, wobei eines der beiden vorderen Blätter den Ausgangspunkt bildet. Daneben kommen abweichende Stellungen vor. Die vierblättrigen Pelorien entwickeln ihren Kelch aus paarigen Gliedern, die beiden ersten rechts und links von der Mediane. — Wir erinnern ferner daran, dass bei den zygomorphen Formen mit $\frac{1}{4}$ zunächst zwei innere Kelchblätter zu beiden Seiten des Ortes angelegt werden, an dem in der normalen Blüthe das mediane Blatt entsteht, dass sich von jenen beiden aus die Bildung nach vorn fortsetzt und mit einem medianen vorderen schliesst. — Denkt man weiter an die grosse Zahl anderer Anomalien, die, wenn auch seltener, vorkommen, so überzeugt man sich leicht, dass hier Entwickelungs-Vorgänge stattfinden, die aller einfachen Regeln spotten.

Die angeführten Thatsachen stehen in den Hauptpunkten mit den Angaben Schumann's in Widerspruch. Bei den übrigen untersuchten Arten finden sich theilweise andere Verhältnisse als bei *L. spuria.* Die junge Blüthenachse wächst in ihrem inneren Theile stärker als im vorderen; die Kelchblätter entstehen aber in der gleichen Folge, wie bei jener Art. Wodurch die ungleiche Entwickelung des Scheitels verursacht wird, ist unbekannt. Dass nicht mangelnder Raum das Zurückbleiben des vorderen Theiles bewirkt, lehrt in einzelnen Fällen der Augenschein. Ueberhaupt vermochten wir uns bei den hier behandelten Objecten nicht davon zu überzeugen, dass die jungen Organe wirklich einen Druck aufeinander ausüben. Eine so innige Berührung, wie sie der Druck voraussetzt, konnten wir nicht wahrnehmen; überall fanden wir, wenn auch manchmal nur kleine, Zwischenräume. Und es ist wohl zu bedenken, dass auch eine vollkommene Berührung noch keinen Beweis für einen wirklich vorhandenen Druck liefert. Auf diesen

dürfen wir erst schliessen, wenn ihm entsprechende Formänderungen eintreten, und diese sind hier nicht zu beobachten.

Damit gelangen wir zu einem wiederholt berührten Gegenstande, der Gestalt des Blüthen-Primordiums, der Schumann — und wir glauben, wenn auch in anderem Sinne als er, mit Recht, — grosse Bedeutung beilegt. Nach Schumann ist das Primordium der actinomorphen Blüthen eine Fläche, die meist kreisförmigen Umriss hat. Anders die zygomorphen Formen. „Das Primordium aller zygomorphen Blüthen wird von dem Punkte an, wo die Zygomorphie auftritt, an der einen Seite emporgehoben. Der Ort der Erhebung ist ein ganz bestimmter. Bei reinen Axillarblüthen liegt er ausnahmslos in der Mediane des Tragblattes, entweder vorn auf dasselbe oder hinten nach der Achse zugewendet." In dieser einseitigen Entwickelung, dem „Abfall" des Blüthenbodens, sieht Schumann die nächste Ursache der Zygomorphie.

Die Untersuchung der *Linaria*-Arten hat uns die merkwürdige Thatsache kennen gelehrt, dass innerhalb derselben Gattung der junge Blüthenboden sehr verschiedene Gestalten annimmt. Auf der einen Seite beobachten wir Formen, bei denen er sich stark einseitig entwickelt, andere, bei denen dies in geringerem Grade geschieht, und auf der anderen Seite solche, wo der Hügel nicht einseitig wächst, sondern in der Richtung der Mediane eine gleichmässige Wölbung zeigt. Hier findet sich demnach eine Ausnahme von der Regel, die nach Schumann für zygomorphe Blüthen als allgemein gelten soll. Sehr wahrscheinlich ist es nicht die einzige.

Aber selbst wenn sich die Regel als ausnahmslos gültig erwiese, so vermöchten wir in der Gestalt des Blüthenbodens, in seiner einseitig gesteigerten Entwickelung, die Ursache der Zygomorphie nicht zu erkennen. Was wir sähen, wäre nichts als ein formaler Zusammenhang zweier Erscheinungen, der besonderen Gestalt des Blüthenbodens mit der Form der Blüthe. Unser Bedürfniss nach causaler, vor Allem nach mechanisch causaler, Erklärung wäre damit nicht befriedigt.

Die Betrachtung der Entwickelung unserer Blüthe führt aber noch zu weiteren Erörterungen. Wir fanden, dass die Anlage der Krone mit der Umgestaltung des runden Blüthenscheitels zu einem ungleichseitig stumpf-fünfeckigen Körper beginnt, dessen Ecken den Lücken zwischen den Kelchblättern zugewandt sind. Nach Schumann's Ansicht wird auch diese Gestalt durch den Raum bedingt; die fünf Ecken des Körpers und damit die Blumenblätter

bilden sich vor oder besser in den Lücken zwischen den Kelchblättern, weil dort der Raum dazu geboten ist. Der Blüthenboden „lappt sich, indem er sich zwischen die Kelchblätter hineinzieht“. Wir können auch diese Angabe nicht unwidersprochen lassen. Die Untersuchung lehrt uns, dass die fünf Scheitelecken von den Kelchlücken ziemlich weit entfernt sind, so weit, dass, wenn man das Fünfeck um etwa 36° drehte, die Ecken also vor den Kelchblättern ständen, selbst noch ein beträchtlicher Raum zwischen beiden übrig bliebe (Taf. XII, Fig. 5; Taf. XIII, Fig. 5). Auf die Blumenblätter folgen die Staubblätter. Man könnte verstehen, warum aus räumlichen Gründen die Anlagen der letzteren vor und in den Lücken zwischen den Blumenblatthügeln entstehen; es wäre aber nicht verständlich, warum sich in den Räumen zwischen den fünf Staubblattanlagen nicht alsbald fünf weitere bilden; diese Räume sind von stattlicher Grösse und es dauert geraume Zeit, ehe sie durch die rasch wachsenden Staubblätter ausgefüllt werden, ehe deren Hügel in Berührung treten. Auf den Contact aber, und zwar lückenlosen Contact, legt Schumann bei seinen Erklärungen besonderen Nachdruck, seine Aeusserungen lassen darüber keinen Zweifel. „Diesergestalt liegt die Sache bei der Beurtheilung des Causalnexus in der Entstehung der pflanzlichen Organe, sobald ein lückenloser Contact um den Heerd der Neubildung vorliegt. Ich betone ausdrücklich den lückenlosen Contact, denn wenn derselbe nicht vorhanden ist, so hört die Möglichkeit, eine Erscheinungsassociation in der von mir ausgesprochenen Weise zu bilden, auf“ [1]). An den von uns untersuchten Objecten findet eine wirkliche Berührung der Glieder auf ihren ersten, den entscheidenden, Entwickelungsstufen nicht statt, und damit fällt für sie die auf den Contact begründete Erklärung. Wir glauben aber, dass dies nicht nur für die hier behandelten Arten zutrifft.

Die von vorn nach hinten abfallende Gestalt der jungen Blüthenanlagen bietet nach dem vorhin Gesagten kein Entwickelungsmerkmal, das die zygomorphe Blüthe von der regelmässigen unterscheidet. In den hier behandelten Fällen findet sich ein solches aber in dem Umriss des Fünfecks, das die Bildung der Krone einleitet. Bei den Pelorien ist es annähernd regelmässig, bei der normalen zygomorphen Blüthe dagegen ungleichseitig, aber mediansymmetrisch, wie früher beschrieben. Der verschiedenen Gestaltung

1) K. Schumann, Morphologische Studien, Heft I, Leipzig 1892, p. IX.

der Krone geht schon eine ähnliche bei der des Kelches voraus. Diese von allem Contact unabhängigen Formenunterschiede beruhen offenbar auf Symmetrie-Gesetzen, die die ganze Blüthenbildung beherrschen. Wie eigene Beobachtungen und die Vergleichung mancher Abbildungen lehren, sind die angegebenen Unterschiede in der Entwickelung der beiderlei Blüthen sehr verbreitet.

Von besonderem Interesse ist das fünfte Staubblatt, wohl das merkwürdigste Gebilde in der Blüthe der Scrophulariaceen und der verwandten Familien. Aus vergleichend-morphologischen Gründen dürfen wir mit Recht annehmen, dass die Stammform oder die Stammformen der 5 zähligen Scrophulariaceen radiär gebaute Blüthen mit fünf fertilen Staubblättern besassen. Von diesen ist das hintere mediane bei den heutigen Formen entweder gänzlich geschwunden, oder als functionsloses Rudiment, als Staminodium mit Function oder noch als annähernd normales Organ vorhanden. Jedem, der sich mit dem Studium der Ursachen des Blüthenbaues beschäftigt, drängt sich die Frage auf, wodurch das Schwinden dieses Staubblattes hervorgerufen sei und noch werde, denn es ist ja klar, dass es sich um einen noch in der Bewegung begriffenen Vorgang handelt. Stellt man sich auf den Boden der Contact-Theorie, so liegt es nahe, die Ursachen in den räumlichen Verhältnissen zu suchen. Man wird fragen, ob nicht das Organ deshalb geschwunden sei, weil dafür in der sich umgestaltenden Blüthe kein Platz mehr vorhanden war, eine Frage, die im Hinblick auf Vorgänge, wie sie, um ein Beispiel aus verwandtem Gebiete zu wählen, im Fruchtknoten der *Aesculus Hippocastanum* stattfinden, durchaus berechtigt erscheint. Die Untersuchung der Entwickelung unserer Blüthen führt uns Bilder vor Augen, die in der That die Annahme zu stützen scheinen. Ein Knospendurchschnitt des in Fig. 3 auf Taf. XII angegebenen Alters zeigt, dass die vier fertilen Antheren und das Staminodium sich dicht berühren und den Raum in der Knospe fast völlig ausfüllen. An der Stelle des Staminodiums hätte eine normale Anthere keinen Platz. — Allein diese Berührung tritt erst im Laufe der Entwickelung ein, zur Zeit der Anlage liegen die Staubblatthügel weit von einander entfernt, und das fünfte Staubblatt bleibt schon lange vor dem Contact im Wachsthum zurück. Die Ursachen seines Schwindens ruhen also nicht in den räumlichen Verhältnissen; welcher Art sie sein mögen, ist zur Zeit nicht anzugeben.

Hiernach kehren wir noch einmal zu Schumann's Arbeit zurück. Im Anschluss an die Darstellung seiner Ansicht, wonach

der Vegetationspunkt sich wie eine halb plastische Masse verhält, entwickelt er noch eine physiologische Vorstellung[1]): „Ich bin nun über diese meiner Ansicht nach nicht zu bezweifelnden Sätze hinausgegangen, indem ich die Annahme gemacht habe, dass an den Stellen, in welche das Primord seine Ausgliederungen hineinschickt, ein Druckminimum des ganzen Systems liege. Wir sind nicht im Stande, die Drucke in der Nachbarschaft zu messen, wir können nur durch Prüfung stets wiederkehrender Verhältnisse Druckdifferenzen schätzen und wissen, dass dort, wo ein freier Raum geschaffen würde, wenn er nicht durch das Wachsthum des Primords ausgefüllt würde, der Druck gleich Null sein müsste. Ich würde von diesem Vorstellungskreise ganz Abstand genommen haben, wenn ich nicht in der Einführung desselben den Keim zu einem wichtigen Fortschritte zu erkennen gemeint hätte. Wir werden nämlich an besonders geeigneten Objecten den Druck auf das sich entwickelnde Primord steigern und vermindern können. Ich gehe auf die Ausführung dieses Vorhabens gegenwärtig nicht ein, da meine Versuche sich erst in den Vorstadien befinden, sie haben mir aber die Erfahrung gebracht, dass die Möglichkeit gegeben ist".

Die nach diesen Worten zu erwartende Arbeit Schumann's ist bisher nicht erschienen, doch glauben wir zu seiner Erörterung eine Bemerkung machen zu sollen. Nach dem Angeführten entsteht eine Neubildung an dem Orte, wo der Druck ein Minimum ist. Dieser selbst wird als von aussen ausgeübt gedacht, denn würde das Primordium nicht gebildet, so wäre an seiner Stelle der Druck gleich Null. — Hierbei ist aber zunächst zu beachten, dass auf einer solchen Stelle stets der Druck der Atmosphäre ruht, und dass dieser nicht gleich Null ist. Viel wichtiger aber ist, dass auf dem Flächenstück am Blüthenscheitel, aus dem eben eine Neubildung hervorgeht, ausser dem der Atmosphäre gar kein äusserer Druck lastet. Man betrachte Blüthenanlagen, wie die von uns behandelten. Warum entstehen die fünf Staubblätter vor und in den Lücken zwischen den Blumenblättern? Doch nicht darum, weil auf diese Stellen von schon vorhandenen benachbarten Organen kein Druck ausgeübt wird? Und warum bilden sich in den Räumen zwischen den fünf Staubblättern nicht noch weitere fünf gleiche oder ähnliche Organe? Doch nicht deshalb, weil ein äusserer

---

1) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, p. 500 und 501.

Druck dies verhindert? Thatsächlich ruht auf der ganzen Bildungsfläche — von dem der Atmosphäre abgesehen — kein äusserer Druck, weder auf den Orten, wo Neubildungen entstehen, noch auf den dazwischen liegenden.

Vor Allem aber können wir uns der Ansicht Schumann's nicht anschliessen, dass sich der Vegetationskegel wie eine halbplastische Masse verhält, die alle Ecken ausgiesst. Wir sind vielmehr der Meinung, dass die jungen Blüthenanlagen, wie alle Vegetationspunkte, verhältnissmässig starre Körper darstellen. Längst ist bekannt, dass ihr Wachsthum unter der Entwickelung hoher Druckkräfte in ihrem Gewebe erfolgt. Um welche Kräfte es sich aber handelt, darüber haben uns Pfeffer's[1]) neue Untersuchungen belehrt. Man bedenke, dass nach seinen Messungen die wachsende Wurzelspitze der *Faba vulgaris* einen Druck von 5 bis 7 Atmosphären in der Längenrichtung und von $4^1/_2$—$6^1/_2$ Atmosphären in der Querrichtung entwickelt. Allgemein gelangt Pfeffer zu dem Schlusse, dass die Druckkräfte wachsender Pflanzentheile selten unter 3—5 Atmosphären sinken werden. Solchen Thatsachen gegenüber lässt sich die Vorstellung der Vegetationspunkte als halbplastischer Körper, wie Schumann sie hegt, nicht aufrecht halten. Dass seine Ansichten über die Ausfüllung freier Räume an Vegetationspunkten vegetativer Sprosse nicht zutreffen, haben wir schon an anderem Orte gezeigt.

Im Gegensatz zu Schumann gelangen wir also zu der Folgerung, dass nicht äussere, sondern innere Ursachen für den Ort der Neubildungen am Vegetationspunkte maassgebend sind, Ursachen, die in den jungen Geweben ihren Sitz haben. Dass auch hierbei Druckkräfte, nun aber innere Druckkräfte, von Bedeutung sind, versteht sich von selbst; es ist sehr wahrscheinlich, dass stets da, wo eine Neubildung entsteht, diese Kräfte stärker wirken, als in der nächsten Umgebung. Fraglich erscheint es aber, ob sie selbst das Primäre bei den Vorgängen sind, oder ob sie erst secundär, in Folge einer Auslösung durch andere Ursachen, zur Wirkung gelangen. Wahrscheinlich trifft das letztere zu, doch lässt sich darüber beim heutigen Stande unserer Kenntnisse nichts Sicheres aussagen.

---

1) W. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abhandlungen d. math.-phys. Kl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., XX. Bd., No. III, p. 272 ff. Leipzig 1893.

III. Experimentelle Untersuchung.

Es soll nunmehr versucht werden, den Ursachen unserer Blüthen-Anomalien auf einem anderen, als dem bisher verfolgten Wege näher zu treten. Wir wollen prüfen, ob sich durch wechselnde Lebensbedingungen die Bildung der Anomalien hervorrufen oder steigern lässt. Untersuchungen aus neuester Zeit geben hierzu noch besondere Veranlassung.

Es ist lange bekannt, dass die Infection mit parasitischen Pilzen bei manchen höheren Pflanzen eigenthümliche Missbildungen bewirkt, und ebenso bekannt sind die durch Thiere verursachten Bildungen, wie Gallen u. s. w. Besondere Beachtung wurde diesen Thatsachen aber erst geschenkt, als es Peyritsch[1]) gelungen war, durch künstlich ausgeführte Infection mit Aphis Chloranthien bei *Arabis*-Arten hervorzurufen und später[2]) durch Infection mit Phytoptus eine grosse Anzahl von Arten aus der Familie der Valerianaceen zur Erzeugung abnormaler Blattgestalten, gefüllter Blüthen und anderer Anomalien zu veranlassen. Auch bei Cruciferen wurde durch die Einwirkung des Parasiten die Bildung von Stützblättern, Petalodie einiger Staubgefässe und sprossenden Blüthen bewirkt. Bei *Linaria Cymbalaria* entstanden metaschematische Blüthen mit mehreren Spornen und mehrgliedrigen Blüthenkreisen. Je nach dem Grade der Infection erschienen die Pflanzen mehr oder minder pathologisch verändert oder selbst scheinbar gesund und, von dem durch den Parasiten veränderten Theile abgesehen, normal. Vor allen diese Fälle gewähren Interesse.

Auf diese Erfahrungen gestützt, spricht sich Peyritsch am Schlusse seiner Arbeit in folgender Weise aus: „Die Versuche zeigen in anschaulicher Weise, dass durch den Verkehr der Organismen miteinander neue Krankheiten entstehen und sie machen auf eine bisher weniger beachtete Seite der Symbiose aufmerksam,

---

1) J. Peyritsch, Zur Aetiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-Arten. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XIII, Leipzig 1882, S. 1 ff.

2) J. Peyritsch, Ueber künstliche Erzeugung von gefüllten Blüthen und anderen Bildungsabweichungen. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, math.-naturw. Kl., Bd. XCVII, Abth. I. Sonderabdruck.

Vergl. ferner: J. H. Wakker, Untersuchungen über den Einfluss parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanzen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIV, Berlin 1892, p. 499 ff. — M. Molliard, Cécidies florales. Annales d. Sciences natur., VIII. Série, Botanique, T. I, 1895, p. 67 ff.

sie geben eine weitere Stütze für die Lehre, dass weitaus die meisten Krankheiten und Bildungsabweichungen durch parasitische Organismen bewirkt werden." —

Man wird in der Annahme nicht irren, dass die in dem letzten Theile des Satzes geäusserte Ansicht, auch soweit sie die Bildungsabweichungen betrifft, gegenwärtig viele Anhänger zählt.

Aus den von Peyritsch ausgeführten Versuchen folgt, dass die Infection mit denselben Parasiten beim Organismus der einen Art eigentlich krankhafte Veränderungen neben Bildungsabweichungen verschiedener Form hervorruft, während sie bei dem einer anderen Art lediglich die Erzeugung specifischer Bildungsabweichungen ohne krankhafte Veränderungen im engeren Sinne bewirkt.

Bei unseren eigenen Versuchen, zu deren Erörterung wir jetzt übergehen, handelte es sich um die Beantwortung zweier Fragen: erstens, ob man bei Individuen einer Art, die regelmässig Bildungsabweichungen in bestimmtem Procent-Satz hervorbringt, die Quantität und Qualität dieser Anomalien verändern; zweitens, ob man Stöcke einer Art, die unter gewöhnlichen Verhältnissen nur ausnahmsweise Bildungsabweichungen erzeugt, künstlich zu deren Production veranlassen könne. — Um unseren Zweck zu erreichen, bedienten wir uns nicht der Infection mit Parasiten, sondern des Wechsels der äusseren Lebensbedingungen. Es wurde versucht, dadurch die Constitution des Organismus gewissermaassen zu erschüttern und seine bildende Thätigkeit auf Abwege zu leiten.

Wie schon im Eingang angedeutet, hatten diese Versuche Erfolg, soweit sie die zweite Frage betrafen. Durch Anwendung eines neuen einfachen Verfahrens gelang es, sowohl die Bildung von vegetativen als Blüthen-Anomalien hervorzurufen, unter diesen überzählige Glieder im Androeceum und Gynaeceum, Pelorien, partielle Füllungen u. s. w. Dieser Theil unserer Untersuchungen kann, weil mit anderen, hier nicht zu behandelnden Gegenständen zusammenhängend, erst in einem folgenden Aufsatze erörtert werden. — Dagegen soll hier schon das Wesentliche dessen mitgetheilt werden, was sich auf die Gattung *Linaria* bezieht, und was durch das alsbald zu besprechende Verfahren erreicht wurde. Hierzu freilich ist gleich zu bemerken, dass der Erfolg ungleich geringer war, als in dem Theile der Arbeit, auf den eben hingewiesen wurde.

In einer früheren Untersuchung wurde dargelegt, dass die Blüthenbildung von der Beleuchtung abhängig ist, so zwar, dass

diese nicht unter eine für die Art im Allgemeinen constante Intensität sinken darf. Setzt man die Wirkung des Lichtes unter dieses Maass herab, dann werden die Blüthen allmählich kleiner, bis endlich deren Erzeugung völlig unterbleibt. Manche Arten bilden bei abnehmender Helligkeit zunächst kleistogame Blüthen, andere abnormal gebaute Gestalten.

Sobald diese Thatsachen nur theilweise festgestellt waren, knüpfte sich daran alsbald die Frage, ob sich nicht durch unternormale Beleuchtung auch Pelorien, metaschematische Blüthen und sonstige Anomalien könnten gewinnen lassen. Schon vom Sommer 1890 an wurden Versuche in dieser Richtung angestellt, und bis in die jüngste Zeit fortgesetzt.

Eines der ersten Objecte, mit denen experimentirt wurde, war *Linaria spuria*, allein die Erwartung, in den Kulturen die eben erwähnten abnormen Blüthengestalten zu erlangen, ging nicht in Erfüllung. Man erhielt zunächst kleistogame Blüthen, später bei weiter verminderter Beleuchtung Hemmungsbildungen, wie wir sie früher schon beschrieben haben, aber keine Pelorien und sonstigen Anomalien. Die Antwort auf die erste der vorhin aufgeworfenen Fragen fiel also, soweit sie auf diesem Wege und bei der genannten Art zu lösen versucht wurde, verneinend aus.

Das zweite Versuchs-Object war *L. vulgaris*, die sich günstiger erwies. In den vielen und mannigfach variirten Kulturen traten einige beachtenswerthe Formen auf. Pelorien wurden zwar bisher nicht beobachtet, wohl aber eine grosse Reihe abnormal gebauter Gestalten. Die meisten davon waren Hemmungsbildungen, die normal angelegt waren, sich aber unvollkommen entwickelt hatten; andere waren abnormal angelegt und hatten dazu mangelhafte Ausbildung erfahren; wieder andere endlich hatten abnormalen Bau, sonst aber wohl ausgebildete Gestalten. — Das Auftreten der Anomalien war verschieden. Zuweilen erschienen sie vereinzelt unter normalen Blüthen an kürzeren oder längeren Trauben, häufiger jedoch in Mehrzahl und zwar dann oft am oberen Ende der Traube, deren unterer Theil mit normalen Formen bedeckt war. Daneben kam es aber auch vor, dass sie den ganzen Blüthenstand bildeten, eine Erscheinung, die man hauptsächlich bei den stark verkümmerten Gestalten wahrnahm.

Der Besprechung der Versuche ist eine Bemerkung über das Verhalten der Pflanze unter normalen Bedingungen vorauszusenden. Bekanntlich gehört *L. vulgaris* zu den Arten, die sich durch einen

ungewöhnlichen Reichthum an Blüthen-Anomalien auszeichnen, allein diese treten nicht constant auf wie bei *L. spuria*, sondern sporadisch und local. In der Umgebung Tübingens werden nur selten Anomalien erzeugt. An einigen Orten kommen viele Hunderte von Stöcken vor; die in mehreren Jahren öfters vorgenommene Durchmusterung solcher Stellen lehrte immer wieder, dass Bildungsabweichungen hier zu den Seltenheiten gehören. So wurden nur drei 5zählige Pelorien beobachtet, darunter eine unvollkommene. Ferner fanden sich eine Blüthe mit $\frac{2}{5}$ und zwei Spornen und zwei Blüthen mit $\frac{2}{2}$ ohne Sporn. Auch Hemmungsbildungen wurden hier und da gesehen.

Zu den Versuchen wurden Stöcke gewählt, die keine Anomalien aufwiesen. Die Kultur ist leicht; in Töpfe gesetzt, gedeihen sie vortrefflich und blühen reichlich. — Unter gewöhnlicher Beleuchtung und bei guter Pflege zeigen die Blüthen normale Gestalt; unter ungenügender Beleuchtung und übrigens gleicher Pflege stellen sich dagegen so häufig abnormale Formen ein, dass an dem Einflusse des Lichtes nicht gezweifelt werden kann.

Von den mancherlei beobachteten Gestalten sollen hier nur wenige beschrieben werden.

Eine unbedeutende Abweichung von der normalen Gestalt bieten die in den Fig. 41 und 42 auf Taf. IX abgebildeten Blüthen. An der ersteren ist bloss die obere, an der letzteren sind die obere und die untere Lippe schief gebaut. Solche Formen kommen nicht selten vor. Die in Fig. 50, Taf. IX dargestellte Blüthe hatte der Grösse nach annähernd normal gebaute Theile, nur der Gaumen war von abnorm starker Ausbildung. Etwas weiter gehende Abweichungen zeigen die Abbildungen 43, 44 und 52 auf Taf. IX. Hier sind die Ober- und Unterlippe nicht normal gestaltet; an der ersten und letzten Blüthe ist die Oberlippe im Wachsthum mehr zurückgeblieben als die Unterlippe, an der zweiten sind beide etwa gleichmässig verkümmert. An jenen fällt die starke Entwickelung des Gaumens gegenüber den nach unten gerichteten Lappen in's Auge, die in der normalen Blüthe beträchtlichen Umfang haben. Man erhält den Eindruck, als ob der in teleologischer Hinsicht wichtigste Theil auch unter den ungünstigen Bedingungen noch am vollkommensten ausgebildet werde. — Die ganze Blüthe ist unentwickelt in dem Fig. 45, Taf. IX dargestellten Falle. Von solchen Gebilden waren ganze Blüthenstände bedeckt.

Von den Formen 43 und 52 ist nur ein Schritt zu der in Fig. 48, Taf. IX wiedergegebenen Blüthe, einer Abweichung, die wiederholt beobachtet wurde. An ihr ist die Unterlippe fast normal gestaltet, die Oberlippe dagegen nur in der Gestalt zweier winziger Zipfel vorhanden.

Wie man aus den bisher beschriebenen Beispielen ersieht, offenbaren sich die Störungen zunächst und hauptsächlich an der Oberlippe; sie bleibt mehr oder weniger unentwickelt, während die Unterlippe, besonders der Gaumen, geringere Abweichungen aufweist. Dieses Verhältniss zwischen den beiden Theilen kann als Regel bezeichnet werden, von der Ausnahmen nur selten vorkommen. Eine solche giebt Fig. 46, Taf. IX. An ihr bestand die Oberlippe aus zwei längeren, einwärts gebogenen, die Unterlippe aus drei ebenfalls einwärts gebogenen kürzeren Zipfeln; der Gaumen war hier ausnahmsweise auch wenig entwickelt, der Sporn aber von beträchtlicher Länge.

In den bisher betrachteten Fällen war trotz aller auch vorkommenden Abweichungen von der normalen Gestalt die Symmetrie der rechten und linken Blüthenhälfte bewahrt, nur die in den Fig. 41 und 42 abgebildeten Formen zeigten einen Ansatz zur Asymmetrie. Fig. 55, Taf. IX lehrt eine Blüthe kennen, an der die eine, vom Standpunkte des Beschauers aus, linke Hälfte sich stärker ausgebildet hatte als die rechte, und an der daher die Asymmetrie ungleich deutlicher hervortrat. Die Vorderseite der Blüthe war nicht nach aussen, sondern seitwärts gewandt. Derartige Gestalten kamen selten vor.

Damit gelangen wir zu den Formen, in denen die Störungen tiefer gehen, wo diese nicht nur die Ausbildung, sondern auch die Stellung der Glieder betreffen.

Als erstes Beispiel wählen wir die in den Fig. 56 und 51, Taf. IX dargestellte Blüthe. Ihre Krone weist die normale Zahl der Blätter auf, allein das eine Glied der Oberlippe hat sich von dem beiden zugehörigen Theile getrennt und steht als Lappen seitlich neben dem Gaumen. Aehnlich ist der in Fig. 49 und 54, Taf. IX wiedergegebene Fall, in dem auch ein Glied der Unterlippe verschoben ist.

Eine uns von *L. spuria* her sehr bekannte Anomalie zeigt die in Fig. 1 und 2, Taf. X gezeichnete Blüthe. An ihr bildet ein einwärts gekrümmtes Blatt die Oberlippe, indess vier Glieder die Unterlippe herstellen, von denen die zwei mittleren gespornt sind.

Aehnlich, aber mit einer fünfblättrigen Unterlippe versehen, ist eine andere Blüthe, Fig. 57 und 58, Taf. IX. Diese führt drei Sporne, von denen aber der eine nur als kleiner, rück- und einwärts gebogener Ansatz sichtbar ist.

Ungleich seltener ist die in den Fig. 7 und 8, Taf. X dargestellte Anomalie. Sie besitzt eine aus drei Blättern gebildete Ober-, und eine aus zweien geformte Unterlippe, diese ohne Sporn. Die ganze Blüthe hat schwach asymmetrische Gestalt.

In Fig. 3 und 4, Taf. X finden wir eine auch von *L. spuria* her wohl bekannte Form, in der sowohl die Ober- als die Unterlippe aus je zwei Gliedern gebildet sind. Wie der vorigen, so fehlt auch dieser Blüthe der Sporn. Sie kam zweimal in den Kulturen vor.

Den Schluss der Reihe bildet eine Gestalt, wie sie sonst niemals weder bei *L. vulgaris*, noch bei *L. spuria*, noch bei irgend einer anderen Art beobachtet wurde. Die Krone ist fünfblättrig; es gehören aber vier Glieder der Ober- und nur eines der Unterlippe an. Ein Sporn ist nicht vorhanden (Fig. 5 und 6, Taf. X). In dem weit geöffneten Rachen sah man den Griffel und zwei Staubblätter; zum Griffel gehörte ein zweiblättriger, kleiner, übrigens normal gebauter Fruchtknoten. Zu beachten ist, dass die beiden mittleren Blätter der Oberlippe, die normalen Glieder dieses Gebildes, unter sich auf grösserer Strecke verwachsen sind als mit den beiden seitlichen Gliedern. Solcher Blüthen waren an einem zarten Sprosse zwei vorhanden. Zu den Figuren ist zu bemerken, dass die dunkle Zeichnung um den Schlund und zwischen den Zipfeln der Oberlippe safrangelbe Färbung andeutet, während die übrigen Theile der Blüthe mattgelb gefärbt waren. Diese merkwürdige Gestalt glich einer *Linaria*-Blüthe so wenig, dass selbst ein geübtes Auge über ihren Ursprung getäuscht werden konnte.

Soviel über die Ergebnisse unserer Versuche mit *L. vulgaris*. Noch andere Arten der Gattung wurden, freilich nur in je zwei bis drei Töpfen, der unternormalen Beleuchtung ausgesetzt, so *L. multipunctata*, *aparinoides*, *purpurea*, *striata* u. a. Mit Ausnahme von *L. striata* bildeten diese Arten entweder normale Blüthen von wechselnder Grösse oder gänzlich verkümmerte Gestalten. Die an Stöcken der genannten Art auftretenden Anomalien waren theilweise derart, dass ihre Besprechung gerechtfertigt erscheint.

Es fanden sich erstens Blüthen mit Kreisen von abnormer Gliederzahl, jedoch mit symmetrischer Gestalt. Davon war die

eine nach dem Schema $\frac{2}{4}$ mit zwei Spornen gebaut (Taf. X, Fig. 9); eine andere nach $\frac{3}{4}$ mit zwei Spornen (Taf. X, Fig. 15); eine dritte nach $\frac{4}{4}$ mit zwei Spornen (Taf. X, Fig. 13); die letzte bildete ein sonst bei keiner Art wahrgenommenes Verhältniss. — Neben diesen symmetrischen traten zweitens asymmetrische Formen auf, darunter eine nach dem Schema $\frac{2}{5}$ mit drei Spornen (Taf. X, Fig. 14), eine andere nach $\frac{3}{4}$ mit drei Spornen gebaut (Taf. X, Fig. 12). Ausser diesen kamen einfachere Anomalien vor, deren nicht besonders erwähnt zu werden braucht.

Die merkwürdigste Blüthe, die diese Art darbot, zeigt Fig. 16, Taf. X in der Vorder- und Fig. 17 in der Hinteransicht. Sie war 5zählig; von den Kronblättern bildeten zwei die Oberlippe; sie waren, wie in der normalen Blüthe, auf kurzer Strecke verwachsen. Die drei übrigen, der Unterlippe angehörenden Blätter, zeigten gänzlich abnormalen Bau; zwei ragten weit seitwärts, während das mittlere den Gliedern der Oberlippe fast parallel gerichtet war. Der Gaumen fehlte völlig. Es waren fünf Kelchblätter, ebensoviel Staubblätter von fast gleicher Länge und zwei Fruchtblätter mit einem Griffel vorhanden. Die Blüthe hatte also stark pelorische Ausbildung.

Auffallend war, dass Stöcke der variabeln Gartenform des *Antirrhinum majus* selbst unter relativ schwacher Beleuchtung noch normal gestaltete Blüthen hervorbrachten, dann aber, bei noch weiterer Helligkeitsabnahme, überhaupt keine mehr entfalteten.

Ueberblickt man die mitgetheilten Thatsachen, so ergiebt sich, dass man im Stande ist, durch ein einfaches Mittel, die unternormale Beleuchtung, den Organismus in gewissen Fällen zu veranlassen, abnormal gebaute Blüthengestalten hervorzubringen. Diese bestehen erstens aus Hemmungsbildungen normal angelegter Formen, zweitens aus eigentlichen Bildungsabweichungen, solchen, die schon der Anlage nach von der typischen Gestalt abweichen und bald ungehemmt, bald mehr oder minder gehemmt, die ihnen eigenthümliche Form erlangen. Diesen Anomalien im engeren Sinne kommt die höhere Bedeutung zu, doch gewähren auch die Hemmungsbildungen, und zwar besonders insofern Interesse, als sie uns lehren, dass gewisse Theile der Krone widerstandsfähiger sind, als andere; eine Erfahrung, durch die frühere Beobachtungen ergänzt wurden [1]).

1) H. Vöchting, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen. Pringsheim's Jahrb., Bd. XXV, p. 188 und a. a. O.

Von den beiden früher gestellten Fragen ist somit die zweite beantwortet, nicht aber die erste, die sich gerade auf *L. spuria* bezog, die Art, mit der wir uns in dieser Arbeit am meisten beschäftigt haben. Der ganze Charakter der Pflanze macht es sehr wahrscheinlich, dass sich bei ihr der Procent-Satz der Anomalien durch äussere Einflüsse steigern oder verringern lasse; unsere bisher angestellten Bemühungen, dies zu erreichen, waren aber erfolglos. Die einzelnen Versuche aufzuzählen, darf hier unterlassen werden; nur sei erwähnt, dass auch an den Einfluss des Bodens, des Nährstoffgemisches, an die Wirkung besonderer Substanzen gedacht wurde. Dies lag um so näher, als bekanntlich Herbst[1]) gezeigt hatte, dass man durch Zusatz von Lithium-Salzen zum Meerwasser die Larven zweier *Echinus*-Arten in gänzlich abnorme Entwickelungsbahnen leiten kann. Die in dieser Richtung mit verschiedenen Scrophulariaceen-Arten ausgeführten Versuche lieferten bisher keine bestätigenden Ergebnisse. Die Untersuchung selbst aber betrachten wir nicht als abgeschlossen.

Hier angelangt, kommen wir noch einmal auf die von Peyritsch geäusserte Ansicht zurück, nach der seine Versuche die Lehre stützen, „dass weitaus die meisten Krankheiten und Bildungsabweichungen durch parasitische Organismen bewirkt werden.“ Soweit es sich um die eigentlichen Krankheiten handelt, kann man dieser Ansicht gern zustimmen, nicht aber hinsichtlich der Bildungsabweichungen. So gewiss es nach den von Peyritsch angestellten und älteren Versuchen ist, dass manche der in's Gebiet der Teratologie gehörenden Erscheinungen durch den Einfluss von Parasiten hervorgerufen werden, ebenso sicher ist, dass zahlreiche andere durchaus verschiedenen Ursprungs sind. Um mit den Kultur-Pflanzen zu beginnen, so ist allbekannt, wie veränderlich deren viele sind; wie leicht besonders Bastarde und Blendlinge neue Spielarten und nicht selten Bildungsabweichungen erzeugen. Jedermann weiss, dass die auf geschlechtlichem Wege entstandenen neuen Formen ihre Eigenthümlichkeiten auf die Nachkommen über-

1) C. Herbst, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwickelung der Thiere. I. Theil: Versuche an Seeigeleiern. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1893, Bd. LV, p. 446. — II. Theil: Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithium-Salze und ihre theoretische Bedeutung. Mittheil. d. zoolog. Station zu Neapel 1893, Bd. XI, p. 136. — III.—IV. Theil im Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen. Herausgegeben von Roux. II. Bd., Leipzig 1896, p. 455 ff.

tragen und gerade dadurch für die Kultur wichtig werden. Auf diese Weise sind ja thatsächlich die meisten unserer Kultur-Rassen erzeugt worden. Zwischen Spielarten und Bildungsabweichungen ist aber oft keine Grenze zu ziehen. Neben der neuen Form, Farbe, Grösse oder Gestalt eines Organes tritt die teratologische Aenderung einzelner Glieder auf, wie jeder Blick auf eine Hyacinthen-, Tulpen- oder Primeln-Kultur lehrt. Wollte aber, was kaum anzunehmen, ein eifriger Anhänger der von Peyritsch aufgestellten Ansicht behaupten, dass vielleicht auch manche Bildungsabweichungen der Kultur-Pflanzen dem Einfluss unbekannter Parasiten ihre Entstehung verdanken, so hätte er zuvor eine wichtige Bedingung zu erfüllen, nämlich zu beweisen, dass solche Anomalien den Nachkommen der befallenen Pflanzen erblich übertragen werden können. Dagegen aber, dass dies geschehe, sprechen alle bekannten Thatsachen. Wir können hinzufügen, dass eigene Versuche, die auf die geschlechtliche Erhaltung von Anomalien gerichtet waren, deren Bildung man auf künstlichem Wege, jedoch nicht durch Parasiten hervorgerufen hatte, verneinende Ergebnisse lieferten, die bisher gewonnenen Erfahrungen also bestätigten. Das Nähere hierüber soll an anderer Stelle mitgetheilt werden.

Das eben Gesagte gilt aber nicht nur für die Kultur-Formen, sondern auch für eine grosse Zahl der in der freien Natur vorkommenden Bildungsabweichungen. Oder sollte wirklich zur Entwickelung jeder 4- oder 6zähligen Blüthe der *Primula elatior*, jeder 5zähligen der *Paris quadrifolia* der Einfluss eines Parasiten erforderlich sein? Unsere schon im Vorigen mitgetheilten, ebenso wie die erst später mitzutheilenden Versuche zeigen, dass geringe Veränderungen in den äusseren Lebensbedingungen im Stande sind, den Organismus zur Erzeugung von Bildungsabweichungen zu veranlassen. Aehnliche Verhältnisse mögen gelegentlich auch im Freien vorkommen. Wer wollte läugnen, dass in den nie constanten, sondern stets wechselreichen Boden- und atmosphärischen Bedingungen, denen die Pflanzen im Freien ausgesetzt sind, Anstösse zu abnormaler Gestaltung liegen können? Ganz besonders ist aber Folgendes zu erwägen. Die umfassenden statistischen Untersuchungen Quetelet's[1]) und später Galton's[2]) haben zunächst

1) A. Quetelet, Anthropométrie. Bruxelles 1870.

2) F. Galton, Natural Inheritance. London 1889.

Im Anschluss an Quetelet's und Galton's Leistungen entstanden die Arbeiten von Bateson und Brindley, Weldon und Giard.

für das Menschengeschlecht bewiesen, dass die Natur Formen schafft, die sich in ihren Grössen- und sonstigen Verhältnissen um Mittelwerthe bewegen, und dass Abweichungen von diesen Werthen um so seltener auftreten, je weiter sie sich von den mittleren Dimensionen entfernen. So zeigen uns Quetelet's Messungen der Grössenverhältnisse des menschlichen Körpers eine ununterbrochene Reihe, die mit dem Zwerge beginnt und mit dem Riesen endet. Diese beiden sind selten; die sich daran reihenden Formen aber werden um so häufiger, je näher sie dem Mittelwerthe, der normalen Grösse des Mannes und der Frau, in dem der Messung unterworfenen Gebiete stehen. Zwerg und Riese sind der Grösse nach abnormale Gestalten, können aber in den Proportionen der Theile des Körpers den Mittelformen gleichen und insofern normal sein. — Was die genannten und andere Forscher für die Menschen festgestellt haben, das gilt für das Thier und ebenso für die Pflanze, für die Zahl und Form ihrer einzelnen Theile. Die von Galton, de Vries[1]) und Ludwig[2]) ausgeführten wichtigen Untersuchungen, denen sich die Verschaffelt's[3]) anschliessen, zeigen die Gültigkeit des Gesetzes für die Pflanzenkörper in unzweifelhafter Weise. Und endlich hat Galton die Bedingungen aufgedeckt, woraus das Gesetz sich nothwendig zu ergeben scheint.

Vergleicht man nun die von uns gewonnenen, im ersten Abschnitt niedergelegten Zahlen mit den von den genannten Forschern auf ihren Gebieten gefundenen, so fällt die grosse allgemeine Aehnlichkeit der Kurven alsbald in's Auge; und man wird geneigt sein, auf Grund dieser Analogie den Schluss zu ziehen, dass die normale Blüthengestalt der *Linaria spuria* einen Mittelwerth darstelle, um den sich die abnormalen Formen etwa in der Weise ge-

---

1) H. de Vries, Ueber halbe Galton-Kurven als Zeichen der continuirlichen Variation. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XII, Berlin 1894, p. 197. — Eine zweigipfelige Variationskurve. Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen. Herausgegeben von Roux. II. Bd., Leipzig 1896, p. 52.

2) F. Ludwig, Die Anzahl der Strahlenblüthen bei *Chrysanthemum Leucanthemum*. Deutsche botan. Monatsschr. 1887, No. 3. — Die constanten Strahlenkurven der Compositen und ihre Maxima. Verh. d. naturf. Gesellsch. zu Danzig 1890, p. 177 ff. — Ueber Variationskurven und Variationsflächen der Pflanzen. Botan. Centralbl., Bd. LXIV, Cassel 1895, p. 1 ff. — Weiteres über Fibonacci-Kurven. Botan. Centralbl., Bd. LXVIII, 1896, p. 1 ff. — Eine fünfgipfelige Variationskurve. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XIV, 1896, p. 204.

3) E. Verschaffelt, Ueber graduelle Variabilität von pflanzlichen Eigenschaften. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XII, Berlin 1894, p. 350.

setzmässig ordnen, wie sich die grösseren und kleineren Blätter einer Art um die mittlere Form gruppiren. Allein hier könnte man einwenden, dass es sich bei unseren Blüthen um Bildungsabweichungen handelt, dass es noch fraglich sei, ob auch für sie das allgemeine Gesetz gelte, dass man jedenfalls zuvor ihren Ursprung festzustellen habe. Wenn sich erweisen liesse, dass ihre Bildung durch fremde Einflüsse, etwa durch Parasiten, bewirkt würde, könnte dann von solchen gesetzmässigen Beziehungen die Rede sein?

Da unser Bemühen, diese Frage auf experimentellem Wege zu lösen, bisher erfolglos war, so sind wir lediglich auf die Erwägung der in der Natur vorkommenden Verhältnisse angewiesen.

Bei der Frage nach den äusseren Ursachen haben wir in unserem Falle zwei Dinge sorgfältig auseinander zu halten. Die erste Frage lautet, welche Ursache oder welche Ursachen veranlassen den einzelnen Stock überhaupt, eine oder verschiedene Anomalien zu bilden; und zweitens, welche Ursachen bewirken, dass an einem Stock hier eine 5zählige Pelorie, dort eine nach $\frac{1}{4}$ oder $\frac{1}{5}$ gebaute Blüthe entsteht, kurz, welche Ursachen bewirken die Bildung der einzelnen bestimmten Anomalie an ihrem Orte? Es ist klar, dass mit einer erschöpfenden Beantwortung der zweiten Frage auch die erste gelöst wäre.

Was zunächst die zweite Frage anlangt, so brauchen wir die Möglichkeit, dass jede besondere Anomalie an einem Stock durch eine specifische äussere Ursache bewirkt werde, nicht näher zu erwägen. Es müssten mehr als dreissig solcher Ursachen vorhanden sein, die numerisch in dem Verhältniss wirkten, das unsere Zahlen angeben. Eine solche Annahme, wenn ernstlich gestellt, hätte so geringe Wahrscheinlichkeit für sich, dass wir sie unerörtert lassen dürfen. Es folgt sonach, dass die fraglichen besonderen Ursachen nur im Organismus selbst ihren Sitz haben können. — Ist dies festgestellt, dann bleibt nur die erste Frage der näheren Behandlung übrig, die also lautet: welche Ursachen bewirken, dass ungefähr ein Drittel aller Pflanzen der *Linaria spuria* abnormal gebaute Blüthen in wechselnder Zahl und Form hervorbringt? Wird die Disposition der Stöcke zur Erzeugung dieser Gestalten durch äussere Einflüsse hervorgerufen?

Bei der Erörterung dieser Frage ist zunächst Folgendes zu bemerken.

Im ersten Abschnitte wurde festgestellt, dass die Wahrscheinlichkeit für die zeitliche Constanz des Auftretens unserer

Anomalien durch den Bruch $\frac{4}{5}$ ausgedrückt wird (die Gewissheit = 1). Zieht man dazu aber die mancherlei Angaben anderer Beobachter aus verschiedenen Zeiten in Betracht, vor allen die Petry's und Stehelin's, so wird die Wahrscheinlichkeit der Gewissheit noch beträchtlich genähert, und wir dürfen daher mit gutem Grunde die Anomalien der Zeit nach als constant betrachten. Ist dies aber angenommen, dann folgt der wichtige Schluss, dass auch die Ursachen constant sind, oder dass sie, wenn veränderlich, dann so beschaffen sein müssen, dass ihre Wirkung constant ist. Alle Thatsachen sprechen in unserem Falle dafür, dass wir es mit einer oder mehreren constanten Ursachen zu thun haben.

Man könnte zunächst an Einflüsse des Bodens denken. Allein der Umstand, dass die Pflanze, wenn sie auch im Allgemeinen Kalkboden liebt, doch innerhalb ihres grossen Verbreitungsbezirkes auf Böden von sehr wechselnder Zusammensetzung vorkommt; sodann die weitere Thatsache, dass im Garten sowohl in Töpfen, als im freien Lande kultivirte Objecte sich im Wesentlichen verhalten, wie die an den Standorten im Freien wachsenden; endlich die früher erwähnten Kulturen in Nährstoffgemischen verleihen der Annahme von Bodeneinflüssen keine Stütze.

Da wir von sonstigen äusseren Lebensbedingungen, wie etwa solchen, denen Peyritsch[1]) bei den von ihm untersuchten Labiaten Bedeutung beilegen möchte, hier aus naheliegenden Gründen absehen dürfen, so richtet sich der Blick vor Allem auf den etwa möglichen Einfluss von Parasiten. Bei den zahlreichen Untersuchungen, die wir in drei Jahren an vielen Stöcken unserer Art ausführten, wurde sorgfältig nach einem möglichen Zusammenhange zwischen einem Parasiten, pflanzlichen oder thierischen, und den Blüthen-Anomalien gesucht, stets aber vergebens. Diese findet man an starken und schwachen Pflanzen; sie treten an den einzelnen Stöcken bald früh, bald spät auf, bald einzeln, bald in geringer, bald in grösserer Zahl. Im einen wie im anderen Falle ergab die Untersuchung der Pflanzen keinen Unterschied von solchen, die keine Anomalien führten; besonders gilt dies für die Grösse, Form und Farbe der Blätter. — Beruhte demnach die Bildung der abnormalen Blüthen auf einem specifischen Reize, der durch einen Parasiten hervorgerufen würde, so müsste sich dessen Wirkung

1) J. Peyritsch, Ueber Pelorien bei Labiaten. II. Folge. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. LXII, I. Abth., 1870, p. 505.

ausschliesslich auf die Blüthentheile beschränken. Solche Fälle beobachtete Peyritsch in[1]) seinen Versuchen thatsächlich, wenngleich in den meisten, besonders nach stärkerer Infection, Bildungsabweichungen verschiedener Art auftraten. Stände demnach insofern der Annahme eines parasitären Einflusses nichts im Wege, so knüpfen sich an einen anderen Umstand ernste Bedenken. Die Pflanzen mit Anomalien sind, wie früher angegeben, ziemlich gleichmässig über die Felder verbreitet, bald einzeln, bald in kleinen Gruppen stehend. Ferner ist die Zahl der Anomalien an den einzelnen Orten und in den aufeinander folgenden Jahren constant. Die Annahme eines Parasiten als Ursache der Bildungsabweichungen setzte demnach eine ungefähr gleiche Infection auf den Feldern eines bestimmten Standortes, eine ungleiche auf den Feldern verschiedener Standorte, und eine constante am einzelnen Orte in den aufeinander folgenden Jahren voraus. Eine derartige Verkettung von Umständen wäre wohl denkbar, dass ihr aber nur geringe Wahrscheinlichkeit zukommt, liegt auf der Hand.

Sonach deutet also Alles darauf hin, dass nicht äussere Bedingungen, wie die angeführten, die Bildung der Anomalien an unserer Pflanze hervorrufen, sondern dass diese auf der Wirkung innerer Ursachen beruhen, solcher, die mit der Constitution der Species gegeben sind. Ist diese Ansicht richtig, dann liegt in *Linaria spuria* eine Art vor, die unter gewöhnlichen Bedingungen constant Blüthen von sehr verschiedener Gestalt erzeugt. Die Häufigkeit der Formen ist ungleich wie diese selbst, wird aber durch ein Gesetz beherrscht, das sich durch die Wahrscheinlichkeits-Kurve graphisch ausdrücken lässt. Die Blüthen befolgen sonach nicht nur ihrer Grösse, sondern auch ihrem Bauplan nach nur dieselbe Ordnung, die wir an der Gestalt der Blätter, Internodien, kurz an den übrigen Pflanzentheilen wahrnehmen. —

Die eben ausgesprochene Auffassung mag beim ersten Anblick Befremden erregen, allein dieses schwindet, wenn man erwägt, dass nach den früher besprochenen Untersuchungen Ludwig's die Strahlblüthen in den Köpfchen vieler Compositen in sehr wechselnder Menge auftreten, und dass auch hier die Häufigkeit der einzelnen Zahlen einem Gesetz unterliegt, welches man bald durch die Binomial-Kurve, bald durch eine Kurve mit zwei Maximis darstellen kann. Wir erinnern ferner an das schon erwähnte Vorkommen von ab-

1) Sitzungsber. etc., Bd. XCVII, Abth. I, Oct. 1888, p. 4.

normen Zahlenverhältnissen in sonst sehr gleichförmig gebauten Blüthen, der 4- und 6zähligen Formen bei *Primula elatior*, der 5zähligen Blüthen bei *Paris*, der 2- und 4zähligen Blüthen bei *Gladiolus gandavensis*. Eigene Untersuchung der zuletzt genannten Art macht wahrscheinlich, dass unser Häufigkeitsgesetz auch bei diesen Formen herrscht. Ein einziger Schritt endlich genügt, und man gelangt zur Stellung der Glieder und zur Plastik, die sich ebenfalls als variabel erweisen. Zahl und Stellung der Glieder nebst der Plastik aber bilden das, was man sonst als Grundplan der Blüthe bezeichnet, der hier also im Ganzen sich in Variationen bewegt, wie wir sie zunächst in der Zahl wahrnehmen.

So betrachtet, erscheint unsere Ansicht nicht mehr befremdlich, sondern wohl begründet. Aber noch einen Einwurf könnte man machen, man könnte auf die Seltenheit des Vorkommens hinweisen und fragen: sollte denn nur bei dieser Art die Natur die Anomalien gewissermassen normal erzeugen? Darauf wäre zu erwidern, dass thatsächlich ja Anomalien sehr häufig vorkommen, und dass die nähere Untersuchung ihrer Formen auch Beziehungen aufdecken wird, die den von uns nachgewiesenen ähnlich sind.

Dass das durch die Wahrscheinlichkeits-Kurve ausgedrückte Gesetz auch für die Blüthen-Anomalien der übrigen *Linaria*-Arten gilt, unterliegt keinem Zweifel; nur die Constanten k und h haben bei ihnen wahrscheinlich andere Werthe als bei *L. spuria*. Bei der am meisten untersuchten Art, *L. vulgaris*, fand Ratzeburg[1]), der die verschiedenen Anomalien am eingehendsten beobachtete, die Formen $\frac{1}{4}$ mit zwei Spornen, $\frac{2}{4}$ mit zwei und drei Spornen, die Form $\frac{1}{5}$ u. a. Auch der Uebergang von der normalen Blüthe zu der Form $\frac{1}{4}$ mit zwei Spornen wurde gefunden. Von den Pelorien beschreibt er die 3-, 4-, 5-, 6- und 7zähligen, und dass er sich der Seltenheit solcher Gestalten, wie der dreigliedrigen Pelorie, wohl bewusst war, davon zeugt die dazu gemachte Bemerkung „certe rarissimae aves". Für Ratzeburg freilich, wie für die meisten übrigen Beobachter hatten hauptsächlich die eigentlichen Curiositäten Interesse, denen gegenüber die häufigen geringeren Abweichungen in den Hintergrund traten. Diese Art der Beobachtung und Beschreibung ist durchaus verständlich, wenn man bedenkt, dass es sich lediglich um die Form der Anomalie handelte. — Sorgfältige und methodische Beobachtung wird aber sicher ergeben, dass das für unsere *Linaria*

1) J. Ratzeburg, Observationes ad Peloriarum indolem definiendam spectantes. Berolini 1825.

festgestellte Gesetz nicht nur für die Gattung, sondern ganz allgemeine Bedeutung für die Blüthen-Anomalien hat. Die Sache selbst erscheint, wenn einmal für einen Fall festgestellt, so unmittelbar einleuchtend, dass sie gar keiner Begründung bedarf. Für die Blüthenzahlen einiger Arten, denen sich weitere anreihen liessen, haben wir dies schon angedeutet. — Dass dagegen in manchen Gattungen Blüthen-Anomalien selten sind, bedeutet keinen Widerspruch. In ihnen sind die Ursachen, die die Entstehung der normalen, der mittleren Form bewirken, so überwiegend mächtig, dass Bildungsabweichungen nur selten zu Stande kommen.

Zum Schluss seien unsere im Vorstehenden dargelegten Ansichten kurz zusammengefasst.

Die grosse Mehrzahl der Blüthen-Anomalien entsteht durch Variation, die bald durch innere, mit der Constitution der Art gegebene, bald durch äussere, aus den natürlichen Lebensbedingungen hervorgehende Ursachen bewirkt wird.

Die Anomalien selbst ordnen sich um die normale Blüthe nach der Gauss'schen Wahrscheinlichkeitsformel. Die als typische oder normale Blüthe bezeichnete Gestalt stellt nur einen Mittelwerth dar, dem sich die übrigen Formen gesetzmässig anschliessen. Die sämmtlichen Gestalten bilden den Variations-Bereich der Blüthen einer Art, ein Bereich, der bald eng, bald weiter, bald sehr weit sein kann.

Ausser den inneren und den natürlichen äusseren Bedingungen können auch parasitische Eingriffe die Bildung von Blüthen-Anomalien zur Folge haben. Die näheren Verhältnisse dieser Vorgänge sind aber noch aufzuhellen. Zu unterscheiden hat man zwei Fälle. Es kann sein, dass eine specifische Infection die Entstehung einer besonderen Blüthenform bewirkt. Oder es kann die Infection in dem befallenen Organismus eine Disposition zur Erzeugung von Anomalien überhaupt, zur Bildung verschiedener abweichender Blüthengestalten hervorrufen. Ist dieses der Fall, dann werden sich die Formen in ihrer Häufigkeit der Wahrscheinlichkeitsformel entsprechend verhalten.

IV. Erörterungen verschiedener Art.

Noch einmal wollen wir die im ersten Abschnitt dargestellten Zahlen-Kurven betrachten, und daran einige weitere Erwägungen knüpfen.

Wir fanden, dass unsere Pflanze constant eine grosse Zahl von Blüthenformen hervorbringt, ordneten diese in zwei Hauptreihen und stellten fest, dass die relative Häufigkeit der Glieder durch Gesetze geregelt ist. Diese selbst können nach dem vorhin Ausgeführten nur im Bau des Organismus begründet sein, gleichviel ob dieser spontan die Anomalien erzeugt, oder zu deren Bildung durch äussere Anstösse veranlasst wird.

Wie die Ursachen beschaffen sein mögen, die die Entstehung der verschiedenen Blüthenformen bewirken, entzieht sich unserer Kenntniss. Es wäre verlockend, durch Hypothesen zu ergänzen, was an wirklichem Wissen fehlt. Man möchte versuchen, an der Hand bekannter Vorstellungen, durch die Annahme von Pangenen, Biophoren, ein Bild zu entwerfen, an dem man sich die uns beschäftigenden Gestaltungen versinnlichen, das scheinbar Unbegreifliche begreiflich machen könnte. Weit entfernt, den Werth solcher Bemühungen zu unterschätzen, wollen wir hier dennoch auf jeden derartigen Versuch verzichten, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil die Durchführung eines solchen mit der hier erforderlichen Hilfe der Wahrscheinlichkeitsrechnung auf beträchtliche Schwierigkeiten stossen würde[1]). Es sei aber gestattet, unseren Gegenstand von einer anderen Seite zu betrachten.

Alles Wachsthum, sofern es Bewegung darstellt, ist mit der Ueberwindung von Widerständen verbunden. Die Thatsache, dass die Natur eine Blüthenform in bedeutend überwiegender Zahl hervorbringt, kann nur darin ihren Grund haben, dass die Erzeugung dieser Form am leichtesten geschieht, oder, in der Sprache der Mechanik ausgedrückt, dass die Summe der bei ihrer Bildung zu leistenden Arbeit ein Minimum darstellt. Verfolgt man diesen Gedanken, so gelangt man zu der Vorstellung, dass der Ort der einzelnen Form in den von uns aufgestellten Reihen bestimmt wird durch den Grad der Schwierigkeit, die ihre Erzeugung verursacht. In den einzelnen, nach besonderen Merkmalen geordneten Reihen, wie der der zygomorphen Blüthen S. 411, der Pelorien S. 416, nehmen, wenn man vom Mittelwerthe ausgeht, die Widerstände nach oben und unten rasch zu und zwar mit wachsendem x nach der Formel

$$y = k e^{-x^2 h^2}.$$

1) Die Möglichkeit solcher Versuche auf Grund der Vererbungs-Theorie Weismann's ist erörtert in dem interessanten Aufsatze O. Ammon's: Der Abänderungsspielraum. Naturwissenschaftl. Wochenschr., Berlin 1896, No. 12, 13 u. 14. Auch als Sonderabdruck erschienen. Die Arbeit verdient auch sonst alle Beachtung.

Von diesem Standpunkte aus betrachtet, gewinnt unsere Tab. VIII ein neues Interesse. Sie zeigt uns, dass es der Natur ebenso leicht wird, eine 5zählige Pelorie hervorzubringen, als eine Blüthe nach dem Schema $\frac{1}{4}$ mit 2 Spornen; dass sie die Form $\frac{2}{2}$ doppelt so leicht erzeugt, als eine solche mit $\frac{2}{4}$ und 2 Spornen, und diese wieder anderthalb mal so leicht, als die mit $\frac{1}{5}$ und 3 Spornen. Die Bildung einer 4zähligen Pelorie ist ihr $1^1/_6$ mal schwerer, als die einer 6zähligen und diese ist fast 16 mal schwerer, als die einer 5zähligen. Der Bau einer normalen Blüthe bereitet die bei Weitem geringsten Schwierigkeiten; er ist noch 74 mal leichter als der der beiden häufigsten Formen nach ihr, der 5zähligen Pelorie und der Blüthe $\frac{1}{4}$ mit 2 Spornen. — Alle symmetrischen Formen endlich sind, zum Theil bedeutend, leichter zu erzeugen, als die asymmetrischen.

Die eben angestellte Betrachtung führt aber zu der scheinbar paradoxen Folgerung, dass eine 4zählige Blüthe schwerer herzustellen ist, als eine 5zählige, trotzdem zu ihrer Bildung offenbar weniger Nährsubstanz erforderlich ist, als zu der der letzteren. Aber es ist klar, dass es sich hierbei nicht bloss um die Menge des Nährmateriales handeln kann, denn träfe dies zu, dann müssten die Blüthen mit 3- und 2-Zahl leichter zu erzeugen sein, als die 5zähligen, ja man könnte die Frage aufwerfen, ob es der Pflanze dann nicht noch leichter wäre, gar keine Blüthen hervorzubringen. Aber gerade diese Frage zeigt deutlich, dass es sich hier um Nothwendigkeiten von besonderer Art handelt, und dass die innere Oeconomie keineswegs bloss nach dem Princip des geringsten Stoffverbrauches geregelt ist. Alles zusammen genommen, das Stoffliche wie das Dynamische, kann man daher die Ansicht festhalten, dass die Bildung der normalen zygomorphen 5zähligen Blüthe mit dem überhaupt möglichen Minimum von Stoff- und Kraftverbrauch verbunden sei und somit dem die innere Oeconomie im Allgemeinen beherrschenden Princip der grössten Sparsamkeit entspreche.

Diese Ansicht wird, dessen sind wir uns wohl bewusst, nicht überall Zustimmung finden. Man kann mit Recht zweifeln, ob die allgemeinen Principien[1]) der theoretischen Mechanik, besonders das

---

1) Der Zusammenhang der Principien der rationellen Mechanik untereinander ist eingehend dargelegt von Mach in seiner Mechanik (Leipzig 1883, p. 307 ff.) und von Dühring in dessen kritischer Geschichte der allgemeinen Principien der Mechanik (2. Aufl., Leipzig 1877, p. 262 ff.).

Princip der kleinsten Action, nicht nur, wie zugestanden, für die unorganische Welt, sondern auch für die Lebewesen gelte. Der Thatsachen sind nicht wenige, die scheinbar gegen eine solche Verallgemeinerung sprechen und deren Zurückführung auf jene Principien besondere Voraussetzungen erfordern. Es ist bezeichnend, dass gerade Physiker, die mit der Tragweite der Principien besonders vertraut sind, sich sehr vorsichtig äussern. So sagt Hertz[1]), ein Mann, in dem intuitive Genialität und eindringende Denkkraft sich in seltenem Maasse vereinigten, in seiner nachgelassenen Mechanik: „Es ist gewiss eine gerechtfertigte Vorsicht, wenn wir im Texte das Gebiet unserer Mechanik ausdrücklich beschränken auf die unbelebte Natur und die Frage vollkommen offen lassen, wie weit sich ihre Gesetze darüber hinaus erstrecken. In Wahrheit liegt die Sache ja so, dass wir weder behaupten können, dass die inneren Vorgänge der Lebewesen denselben Gesetzen folgen, wie die Bewegungen der leblosen Körper, noch auch behaupten können, dass sie anderen Gesetzen folgen. Der Anschein aber und die gewöhnliche Meinung spricht für einen grundsätzlichen Unterschied. Und dasselbe Gefühl, welches uns antreibt, aus der Mechanik der leblosen Welt jede Andeutung einer Absicht, einer Empfindung, der Lust und des Schmerzes, als fremdartig auszuscheiden, dasselbe Gefühl lässt uns Bedenken tragen, unser Bild der belebten Welt dieser reicheren und bunteren Vorstellungen zu berauben." Der Satz, dass wir darüber, ob die Bewegungen im lebendigen Körper nach denselben Gesetzen erfolgen, wie in der leblosen Natur, oder ob dies nicht geschehe, thatsächlich nichts wissen, ist unzweifelhaft richtig. Wenn dennoch die meisten Physiologen in der empirischen Forschung stillschweigend von der Voraussetzung ausgehen, dass sich die Bewegungen in den Lebewesen nach mechanischen Principien erklären lassen, so hat dies seinen Grund wesentlich darin, dass sie von der Begreiflichkeit dieser Bewegungen ausgehen und darauf glauben verzichten zu müssen, wenn die lebendigen Körper von dem Geltungsbereiche jener Principien ausgeschlossen werden. Das Verhalten der einzelnen Forscher ist dabei verschieden; die einen nehmen einen dogmatischen, die andern einen kritischen, mehr zuwartenden Standpunkt ein. Der ausserordentlichen Schwierigkeit der Probleme gegenüber verdient die Stellung der letzteren

---

1) H. Hertz, Die Principien der Mechanik. Gesammelte Werke, Bd. III, Leipzig 1894, p. 45.

den Vorzug. Uebrigens ist es nicht nur möglich, sondern sogar sehr wahrscheinlich, dass der lebendige Körper materielle Combinationen bildet, denen die heutigen mechanischen Lehren nicht genügen und die ganz neue allgemeine Principien erfordern.

Der Formenreichthum der Blüthen unserer Pflanze lädt zu einer weiteren Betrachtung ein. Die beiden Grundgestalten, die actinomorphe und die zygomorphe, treten hier vereint auf und bilden je eine Reihe von Einzelformen, die sich der Häufigkeit nach gesetzmässig ordnen. Den rein symmetrischen sind die asymmetrischen und Uebergangsformen zwischen den beiden Reihen zugesellt. Fassen wir zunächst die symmetrischen Gestalten in's Auge, so kann man, um ein Bild zu gebrauchen, sagen, die Substanz der Blüthe krystallisire in Formen, die zwei Systemen angehören, etwa wie das Kalkoxalat, dessen regelmässig ausgebildete Krystalle dem tetragonalen und monosymmetrischen System angehören, das daneben aber noch eine Anzahl weiterer Formen bildet. Die Gestalt, die uns im Krystall starr und gebunden gegenüber tritt, erscheint in der Blüthe plastisch, bewegt, lebendig. Im einen wie im andern Falle sind die Ursachen, welche die Gestalten hervorrufen, unbekannt. Sie sind nicht einfach, sondern bestehen stets aus Complexen, die sich aus äusseren und inneren Bestandtheilen zusammensetzen. Auf der Wirkung der letzteren beruht es, dass die specifischen Gestalten zu Stande kommen; die ersteren stellen die allgemeinen äusseren Bedingungen dar, unter denen die inneren Momente überhaupt erst wirken können.

Die inneren Ursachen offenbaren sich in den Symmetrie-Gesetzen, die den Bau der ganzen Blüthe beherrschen. Dass solche Gesetze vorhanden sein müssen, lehrt schon die blosse Betrachtung jeder normalen Form, ungleich deutlicher aber noch zeigen es die abnormalen Gestalten unserer zygomorphen Reihe. Was ist überraschender, als die Thatsache, dass die nach $\frac{1}{4}$ und $\frac{2}{4}$ gebauten Blüthen gewöhnlich zwei Sporne, die nach $\frac{1}{5}$ gebauten drei Sporne bilden? Hier springt das Symmetrie-Gesetz in die Augen[1]). Einen

---

1) Die zukünftige Forschung wird vielleicht zu der Erkenntniss führen, dass es sich bei Symmetrie-Verhältnissen um physiologisches Gleichgewicht zwischen den symmetrischen Hälften handelt, ja es wäre denkbar, dass das physiologische in einem mechanischen Gleichgewichte seine Wurzel hat. Wollte man aber schon in der Gegenwart auf diese Dinge die mechanischen Vorstellungen und Bezeichnungen anwenden, so bedeutete das nichts, als eine Spielerei mit Worten.

weiteren Einblick gewähren die Asymmetrien. Diese verrathen, dass neben den Ursachen, als deren Wirkung sich die symmetrische Gestalt darstellt, auch solche thätig sind, die auf Asymmetrie hinzielen. Offenbar sind sie in allen Blüthen vorhanden, kommen aber den ersteren gegenüber nur selten zur Geltung. In der nach $\frac{2}{5}$ gebauten normalen Form geschieht dies nur bei einer sehr kleinen Zahl von Blüthen, verhältnissmässig häufiger dagegen in den abnormalen Formen der Reihe und zwar um so häufiger, je abweichender ihr Bau ist. Betrachtet man die im ersten Abschnitt gegebene Zusammenstellung von diesem Gesichtspunkte aus, so wird sie doppelt lehrreich. — Kommt es endlich vor, dass die die symmetrische Bildung störenden Einflüsse überwiegend werden, dann entstehen die völlig unregelmässigen Formen, die man hier und da, jedoch selten, wahrnimmt.

Auf botanischem Boden ist, soweit uns bekannt, die Aufstellung von Symmetrie-Gesetzen der bezeichneten Art bisher nicht versucht worden, wohl aber ist dies von anderer Seite geschehen. In einer merkwürdigen Schrift entwickelte schon 1854 A. Zeising[1]) ein morphologisches Grundgesetz, das, wie er glaubte und zu beweisen suchte, die ganze Natur und Kunst durchdringe. Dieses Gesetz, das Proportional-Gesetz, sagt aus, dass ein aus ungleichen Theilen bestehendes Ganzes, wenn es proportional erscheinen soll, so gebaut sein muss, dass der kleinere Theil, der Minor, sich zum grösseren, dem Major, verhält, wie dieser zum Ganzen; ein Verhältniss, das bekanntlich als das des goldenen Schnittes bezeichnet wird. Unter den zur Bestätigung des Gesetzes theils nach der Natur, theils nach Abbildungen aus Schleiden's Grundzügen und anderen Werken gemessenen Pflanzentheilen[2]) befinden sich auch Knospen, Blüthen und deren Glieder. An ihnen, wie an Blättern, Zweigen u. s. w. wählt Zeising besondere, seiner Ansicht nach wichtige Punkte und sucht durch Messung der zwischen diesen vorhandenen Entfernungen sein Gesetz als richtig zu erweisen. Die sämmtlichen Blattstellungen, die der durch Braun und Schimper eingeführten Hauptreihe angehören, betrachtet er ebenfalls als einen Beweis seines Gesetzes.

---

1) A. Zeising, Neue Lehre von den Proportionen des menschlichen Körpers. Leipzig 1854. — Eine Reihe weiterer Schriften desselben Verfassers, die hier nicht aufgezählt zu werden brauchen, ist dem gleichen Gegenstande gewidmet.

2) l. c., p. 337 ff.

Sieht man das Verfahren Zeising's näher an, so steigen manche Bedenken[1] auf. Muss man zugeben, dass den Punkten, von denen er bei seinen Messungen ausgeht, in den einen Fällen formale Bedeutung zukommt, so vermag man in anderen gar nicht einzusehen, warum sie gewählt sind. Das Messen weicher, beweglicher Theile, wie der Blumenblätter, ist mit grossen Schwierigkeiten verbunden, und giebt, wenn ernstlich ausgeführt, gewöhnlich wechselnde Werthe. Wer hiermit vertraut ist, dem erscheinen manche Angaben Zeising's ungenau und zu summarisch. Auf solchen Bedenken mag es beruhen, dass seine Angaben von den Botanikern nicht beachtet worden sind. Doch kann man nicht leugnen, dass sich aus seinen Vorstellungen ein wahrer Kern herausschälen lässt. Dieser besteht darin, dass jedem geformten Naturkörper ein Bildungsgesetz zu Grunde liegt, dass zwischen seinen Theilen bestimmte Proportionen bestehen, dass die Gestalten geometrisch zu beschreiben, dass sie zu formuliren sind. Verfehlt ist aber, die bunte Mannigfaltigkeit der lebendigen Welt in ein einziges Proportional-Gesetz bannen zu wollen.

Mit dem letzten Einwurfe soll aber nicht bestritten werden, dass die Proportion des goldenen Schnittes an zahlreichen Pflanzenkörpern — und nur diese haben wir hier im Auge — thatsächlich vorkommt. Bei den Blättern, vor allen denen der Umbelliferen und Farne, ist sie sehr verbreitet. Gegenüber den Messungen, die Pfeifer[2]) ausgeführt und in seinem interessanten Buche niedergelegt hat, scheint jeder Zweifel ausgeschlossen zu sein. Es ist klar, diese Gestalten sind nach einem Gesetze gebildet, das den Zeising'schen Voraussetzungen entspricht.

Eines aber darf man bei diesen Dingen nicht ausser Acht lassen: das, was hier Gesetz genannt wird, ist noch von rein formaler Natur; die Frage nach dem Warum wird dadurch nicht befriedigt. Dieses Gesetz bedarf erst der Erklärung, der Zurückführung auf die wirkenden Ursachen. Hierin liegt ein grosses Problem für die Zukunft.

---

1) Man wolle hiermit auch die Bedenken vergleichen, die Fechner vom ästhetischen Standpunkte aus gemacht hat. S. Vorschule der Aesthetik, 1. Theil, Leipzig 1876, p. 186.

2) F. H. Pfeifer, Der Goldene Schnitt und dessen Erscheinungsformen in Mathematik, Natur und Kunst, Augsburg (ohne Jahreszahl, nach der Vorrede 1885), p. 88 ff.

Um nun zu den Blüthen zurückzukehren, so wurden in den letzten Jahren zahlreiche Messungen zu dem Zweck angestellt, über die Bedeutung der Zeising'schen Regel ein Urtheil zu gewinnen. Es hat sich dabei ergeben, dass die Proportionen in der That nicht selten sind, die dem goldenen Schnitte entsprechen, dass daneben aber viele andere vorkommen, für die die Regel nicht gilt. Das Nähere darüber kann erst an anderem Orte und in Verbindung mit anderen Gegenständen mitgetheilt werden. Hier sei nur noch erwähnt, dass wir Habenicht's[1]) analytische Behandlung der Blattumrisse mit lebhafter Freude begrüsst haben. Es wäre sehr zu wünschen, dass er die in Aussicht gestellte ähnliche Bearbeitung der Blüthen wollte nachfolgen lassen. Wäre es dabei möglich, der Darstellung nicht ein ausschliesslich mathematisches Gewand zu verleihen, so würde der Verbreitung der Gedanken sehr gedient sein.

Den nächsten Gegenstand unserer Erörterungen soll die morphologische Bedeutung der Pelorien bilden. An ihn liesse sich ein ganzes Stück Geschichte der botanischen Morphologie knüpfen. Es bedarf jedoch keiner Begründung, wenn wir uns hier nur auf Andeutungen beschränken.

Die ersten Pelorien wurden bekanntlich von Zioeberg an *Linaria vulgaris* im Jahre 1742 auf einer kleinen Insel in der Nähe von Upsala entdeckt, und von Linné[2]) in seiner berühmten Dissertation beschrieben. Wie es scheint, führten die zuerst beobachteten Pflanzen ausschliesslich actinomorphe Blüthen, gleich der auf der Tafel abgebildeten, die der Abhandlung zugefügt wurde. Das Staunen, das den grossen Mann ergriff, als er sich überzeugt hatte, dass in der neuen Pflanze wirklich ein Product der *Linaria* vorlag, gelangt in der Dissertation deutlich zum Ausdruck. Unser heutiges, an Metamorphosen- und Transmutations-Vorstellungen gewöhntes Geschlecht ist schwerlich im Stande, ihm völlig nachzuempfinden. Mit Gmelin war Linné geneigt, die Pelorie für einen Bastard zwischen der *Linaria* und einer unbekannten Art zu halten, eine Ansicht, in der ihm Adanson, Jussieu u. A. beitraten, während

1) B. Habenicht, Die analytische Form der Blätter. Quedlinburg 1895.

2) C. Linnaeus, Peloria (Upsaliae 1744). Amoenitates academicae, Holmiae et Lipsiae 1749, Vol. I, p. 55 ff.

andere, wie Stehelin[1]), ihr nicht glaubten folgen zu können. Für diese freilich blieb die Pelorie eine gänzlich unverständliche und seltsame Form. — Erst A. P. de Candolle[2]) gab eine Deutung. Wie bekannt, nahm er an, dass den Blüthen jeder Familie ein regelmässiger Typus[3]) zu Grunde liege, und dass die Abweichungen davon, die einfach-symmetrischen Formen, durch verschiedene Ursachen zufällig oder habituell hervorgerufen würden[4]). Zu den habituell wirkenden Ursachen rechnet er den einseitigen Druck, den die sich entwickelnde Blüthe durch die Mutterachse erfährt; den Druck, der von den Seitenorganen aufeinander ausgeübt wird; die zu frühe oder zu späte Entwickelung der Glieder eines Blüthenkreises u. s. w. Unter die zufällig wirkenden Ursachen werden gezählt Insectenstich, Verstümmelungen, ungleiche Einwirkung von Licht und Wärme u. a. —

Für einen Mann mit solchen Ansichten haben nun die Pelorien besondere Bedeutung. Sie stellen die Rückkehr zum ursprünglichen Typus dar; in ihnen offenbart sich das eigentliche Streben der Natur. Ursprünglich sind alle Glieder eines Systems[5]), d. h. die Glieder der einzelnen Blüthe und der Blüthen eines geschlossenen Blüthenstandes, gleich an Grösse; sie werden erst ungleich durch Ereignisse, die mehr oder weniger innig mit der allgemeinen Structur der Pflanze verknüpft sind. Dies ist ein ganz allgemeines Princip, das aber nur an wenigen Beispielen näher erläutert wird. Davon steht das folgende im Vordergrunde.

Die Stellung der Blüthen an der Achse verursacht eine grosse Reihe von Ungleichheiten in der Entwickelung und damit in der Regelmässigkeit ihrer Formen. Nehmen wir an, eine Blüthe stehe einzeln und gerade am Ende einer Achse, so wird sie durch keine andere einen Druck erfahren, von allen Seiten gleichmässig ernährt,

---

1) J. R. Stehelin, Observatio botanica etc. Acta helvetica, Vol. II, p. 25 ff.

2) A. P. de Candolle, Théorie élémentaire de la Botanique, II. Éd., Paris 1819, p. 90 ff. und ganz besonders p. 163 ff. — Vergl. ferner: Organographie végétale, Paris 1827, t. I, p. 515 ff. und Physiologie végétale, Paris 1832, t. II, p. 761 ff.

3) Die Regelmässigkeit der Blüthen ist nur eine besondere Seite der allgemeinen Regelmässigkeit der organischen Wesen „Tout l'ensemble de la nature tend à faire penser que tous les êtres organisés sont réguliers dans leur nature intime.“ l. c., p. 97.

4) Wie kühn de Candolle seinen Gedanken verfolgte, lehrt am besten die folgende Stelle: „Ainsi j'affirme que les Personées ne sont que des altérations du type des Solanées, parce qu'une Personée régularisée par la pensée ne diffère pas d'une Solanée.“ l. c., p. 166.

5) l. c., p. 164 ff.

und daher nothwendig regelmässig werden. Das zeigt die Erfahrung; es giebt keine Ausnahme von dem Gesetz; jede gerade und einzeln stehende Endblüthe ist regelmässig, selbst dann, wenn sie einer Familie mit normal zygomorphen Blüthen angehört.

Nehmen wir nun an, es bilden sich um diese Blüthe andere opponirt oder in Quirlen, so entsteht, je nachdem die Blüthen mehr oder minder gedrängt sind, eine Dolde oder ein Köpfchen. In diesem Falle ist das Gleichgewicht unter den Blüthen nothwendiger Weise gestört; die der Mitte, gleichmässig gepresst, muss entweder abortiren oder ihre Form ändern, wird dann aber immer regelmässig sein; die seitlichen Glieder, wenn sie sehr gedrängt stehen, erfahren von ihren Nachbarn ungleichen Druck, stärkeren auf der Innen-, schwächeren auf der Aussenseite; hier wachsen sie daher stärker und werden so unregelmässig. Darauf gründet sich das zweite Gesetz, dass in Dolden, Trugdolden und Köpfchen die centralen Blüthen regelmässig sind, während die seitlichen Neigung zeigen, auf der äusseren Seite stärker zu wachsen, als auf der inneren, also zygomorph zu werden.

Nehmen wir endlich an, die Blüthen stehen in Quirlen um die Achse oder in der Achsel der Blätter, so sind ihre beiden Seiten nicht so gestellt, dass sie Nahrungszufluss, Luft und Beleuchtung in gleicher Weise erhalten können; auch können sie sich ungleich pressen. In allen Fällen wird der Grad der Neigung zur Unregelmässigkeit (Zygomorphie) nach der Intensität dieser Ursachen veränderlich sein, und man kann daher in derselben Klasse sowohl regelmässige, als auch mehr oder weniger unregelmässige Blüthen beobachten. Im Allgemeinen sind die Blüthen derselben Art aber weniger ungleich, als bei denen der vorhergehenden Gruppe. Es ist zu beachten, dass die Familien mit ausgeprägt unregelmässigen Blüthen, wie die Orchideen, Leguminosen, Labiaten u. s. w., wo wir niemals Endblüthen finden, auch keine wirklich regelmässigen Blüthen erzeugen. Nur vereinzelt wird bei den Labiaten eine wirkliche Endblüthe gebildet, die dann regelmässig ist; so bei *Teucrium campanulatum*, bei den *Galeopsis*.

Der Versuchung, uns auch auf de Candolle's Vorstellungen über die Entstehung des Aborts u. s. w. einzulassen, müssen wir hier widerstehen. Seine im Vorstehenden mitgetheilten Ansichten[1])

---

1) Ein Theil des im Text Angeführten wurde schon in meinem Aufsatze über Zygomorphie (1886) besprochen.

über das Verhältniss der bilateral-symmetrischen Blüthen zu den actinomorphen gewähren hohes Interesse. Sie zeigen, dass de Candolle schon im Anfange des Jahrhunderts Gedanken über Blüthengestaltung hegte, die mit denen Schwendener's und mehr noch mit denen Schumann's unverkennbare Verwandtschaft zeigen; ein Umstand, der, soweit uns bekannt, bisher nicht beachtet worden ist. Wie wir gesehen, sind es in der Hauptsache mechanische Momente, auf die er die verschiedene Gestaltung zurückführt, vor Allem ist es der Druck, den die Achse auf die jungen Seitenglieder ausübt, und den diese selbst aufeinander ausüben. Nichts lag ihm ferner, als die Annahme einer Correlation, als der Gedanke, dass zwischen den verschiedenen Gliedern des Systems innere Wechselbeziehungen beständen, derart, dass der Ort, den das Glied einnimmt, als solcher für seine Gestaltung maassgebend sei. Eigentlich kommen bei ihm die Orte nur insofern in Betracht, als an ihnen die sich entwickelnden Glieder verschiedenen Druck erfahren, oder sonst von aussen verschieden beeinflusst werden. Erst Darwin wies darauf hin, dass es sich bei den hierher gehörenden Erscheinungen theilweise um correlative Vorgänge handelt.

Mit der Ansicht de Candolle's über die Entstehung der zygomorphen Blüthen stimmt die Cassini's[1]) in der Hauptsache überein, daher seine Bezeichnung der Pelorie als einer „fleur régularisée“. Derselben Anschauung über das Verhältniss der zygomorphen zu den actinomorphen Blüthen und damit über die Bedeutung der Pelorien huldigten Moquin-Tandon[2]), Chavannes[3]) und Dutrochet[4]). Dagegen äussert sich Röper[5]) gegenüber den einfachen Erklärungsversuchen de Candolle's in manchen Punkten kritisch, zu den Pelorien aber bemerkt er: „Dass übrigens den Pflanzen wirklich ein Streben nach vollkommen gleicher Ausbildung aller Theile (also nach absoluter Regelmässigkeit) inne-

1) Cassini, Bulletin des Sciences par la Société philomatique de Paris, 1816, p. 59. — Opuscules phytologiques, Paris 1826, T. II, p. 327 ff.

2) A. Moquin-Tandon, Considérations sur les irrégularités de la Corolle dans les Dicotylédones. Ann. d. Sc. natur., T. XVII, Paris 1832, p. 243 ff.

3) Éd. Chavannes, Monographie des Antirrhinées, Paris et Lausanne, 1833, p. 55 ff.

4) H. Dutrochet, Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des Végétaux et des Animaux, Paris 1837, T. II, p. 170.

5) A. P. de Candolle's Pflanzen-Physiologie, übersetzt von Röper, Stuttgart und Tübingen 1835, II, p. 478 ff.

wohnt, und dass jenes Streben nur durch eine ihm feindliche Kraft unterdrückt wird, sehen wir an den Pelorien, d. h. den abnorm regelmässigen Blumen“ [1]).

Von den zahlreichen sonst über die Pelorien aufgestellten Ansichten sollen hier nur wenige besprochen werden.

M. Masters [2]) unterscheidet zwei Formen von Pelorien, die regelmässige und die unregelmässige. Die erstere entsteht durch Nichtentwickelung der unregelmässigen Blüthentheile, die letztere durch Bildung unregelmässiger Theile in vergrösserter Anzahl. Jene beruhen auf einem Stillstand der Entwickelung, diese, zu denen die gespornten Pelorien der *Linaria* gehören, auf einer übermässigen Entwickelung gewisser Theile.

Schon Darwin [3]) hat zu dieser Auffassung Bedenken geäussert; sie ist in der That unhaltbar. Die Entwickelung der Pelorien und der zygomorphen Blüthen ist, wie wir gezeigt haben, der ganzen Anlage nach verschieden; die Sporne werden erst secundär gebildet, gleichviel, ob in Ein- oder Mehrzahl. Und weiter ist zu überlegen, dass, wenn an der Pelorie Sporne in Ueberzahl erzeugt werden, dafür der in der normalen Blüthe so stark hervortretende Lippen-Apparat bedeutend reducirt wird.

Eine neue Auffassung der Pelorien bot die Descendenztheorie dar; nichts lag näher, als diese Blüthen als Rückschlagsbildungen zu deuten. Soweit uns bekannt, erklärte Darwin [4]) zuerst eine Reihe pelorischer Formen in diesem Sinne, während er andere auf Correlation zurückführt. Zu jenen gehören die von ihm beobachteten Pelorien der *Corydalis tuberosa*, des *Pelargonium* u. a., zu diesen die endständigen Blüthen des *Teucrium campanulatum*, *Galeobdolon luteum* u. s. w. Und dabei ist wohl zu beachten, dass Darwin die Begriffe Correlation und Compensation in dem Sinne auffasst, in dem sie von Goethe und G. St-Hilaire in die Wissenschaft eingeführt wurden.

Die interessanten Kreuzungsversuche, die Darwin mit Pelorien anstellte, können erst an anderem Orte besprochen werden.

---

1) l. c., p. 481.

2) M. Masters, On the existence of two forms of Peloria. Nat. hist. Review, April 1863. — Pflanzen-Teratologie. Uebersetzt von U. Dammer, Leipzig 1886, p. 252 ff.

3) Ch. Darwin, The Variation of Animals and Plants under Domestication, II. Ed., London 1885, p. 32 ff.

4) l. c. und p. 337 ff.

Von theoretischem Interesse ist der Versuch, den Weismann[1]) zur Erklärung des Auftretens der Pelorien macht. Er geht von der Voraussetzung aus, dass diese regelmässigen Formen auf der Wirkung rein innerer Ursachen beruhen, dass sie nur aus der Zusammensetzung des Keimplasmas erklärt werden können. Auf Grund seiner hier als bekannt vorausgesetzten Theorie über den Bau dieser Substanz nimmt er zweierlei Determinanten an, „pelorische" und „asymmetrische". Jene, die ursprünglich allein vorhandenen, wurden von diesen, den später entstandenen, aber besser angepassten und daher im Kampf um's Dasein günstiger gestellten allmählich soweit verdrängt, dass nur noch Reste davon vorhanden sind. Gelangen diese Ueberbleibsel gelegentlich einmal in eine Keimzelle, und treffen bei der Befruchtung zwei solcher Elemente zusammen, so können die pelorischen Determinanten zur Herrschaft gelangen und es kann der Rückschlag eintreten. — Hinsichtlich alles Weiteren sei auf das Werk Weismann's verwiesen.

Wie schon früher angedeutet, liessen sich vielleicht auf Grund der von uns mitgetheilten statistischen Thatsachen und unter Heranziehung der Wahrscheinlichkeitsrechnung diese theoretischen Vorstellungen weiter ausbilden.

Erwähnt sei endlich noch, dass Penzig[2]) eine Ansicht über die Pelorien entwickelt, die sich durch grosse Einfachheit auszeichnet. „Die Pelorien sind wahrscheinlich nur als Producte der am Blüthenstandsgipfel gleichmässig wirkenden Schwerkraft und der gleichseitig auf terminale Blüthen einwirkenden Druckkräfte zu betrachten, durch welche der blüthenbildende Stoff in eine actinomorphe Form gleichsam gepresst wird. Die weit seltener auftretenden seitlichen Pelorien, auf welche solche Erklärung nicht passt, sind vielleicht stets durch Erbschaft überkommen, d. h. an pelorienbürtigen Individuen aufgetreten."

Auf eine kritische Besprechung der verschiedenen Ansichten dürfen wir nach unseren, im zweiten Abschnitt niedergelegten Untersuchungen verzichten. Nur die Frage soll am Schluss noch erwogen werden, ob man die Pelorien als Rückschlagsbildungen auffassen kann.

Stellt man sich auf den Boden der Descendenztheorie und

---

1) A. Weismann, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892, p. 432 ff.

2) O. Penzig, Pflanzen-Teratologie, 2. Bd., Genua 1894, p. 184.

leitet auf Grund der vergleichenden Systematik die Formen mit zygomorphen Blüthen von solchen mit regelmässigem Typus ab, so ist klar, dass man allgemein der Annahme, die Pelorien seien ein Rückschlag auf die regelmässige Grundform, die Berechtigung nicht bestreiten kann. Nun finden wir aber zweierlei Pelorien, end- und seitenständige, die gesonderte Betrachtung verlangen.

Wenn die centrale Blüthe einer Dolde oder eines Köpfchens normal regelmässig, alle übrigen Blüthen dagegen zygomorph gebaut sind, wenn ferner die Ursache der verschiedenen Gestaltung auf Correlation beruht, dann kann nur unter der besonderen Voraussetzung von Rückschlag die Rede sein, dass die Art mit diesem Blüthenstande von einem solchen abzuleiten sei, der nur zygomorphe Blüthen, auch zygomorphe Endblüthen, besass. Trifft diese Voraussetzung nicht zu, ist der Blüthenstand vielmehr auf eine Dolde mit regelmässigen Blüthen zurückzuführen, dann liegt in der centralen Blüthe kein Rückschlag vor, womit ja noch nicht gesagt ist, dass sie die ursprüngliche Form in den Einzelheiten des Baues bewahrt habe. In diesem Falle deutet uns die Natur mit der centralen Blüthe nur an, aus welcher Grundform sie die zygomorphen Glieder einst gebildet hat. Alles spricht dafür, dass das zuletzt angegebene Verhältniss sich bei den fraglichen Blüthenständen der Umbelliferen findet, und dass es auch in den meisten übrigen hierher gehörigen Beispielen verwirklicht ist. Wie die Correlation unter den Blüthen selbst zu Stande gekommen, darüber fehlt jede Vermuthung.

Das für die Dolde und das Köpfchen Gesagte gilt auch für die endständigen Pelorien der Trauben und ähnlicher Blüthenstände, die aber, von wenigen Ausnahmen abgesehen, nur als Seltenheiten auftreten. Da der Satz de Candolle's, dass jede endständige Blüthe regelmässig sei, thatsächlich für die Mehrzahl der Fälle, nicht aber allgemein gilt[1]), so hat auch hier die Frage nach dem Ursprunge volle Berechtigung. Ist die Correlation, auf der das Regelmässigwerden der Endblüthe beruht, ursprünglich vorhanden gewesen oder erst nachträglich entstanden? Vermuthlich darf man für die meisten, wenn nicht alle, Fälle das erstere annehmen, aber der Beweis für die Richtigkeit der Annahme wird sich schwerlich führen lassen. Davon aber hängt die Entscheidung der Frage ab, ob die endständige Pelorie als Rückschlag aufzufassen sei, oder nicht. — Um das Urtheil noch zu erschweren, kommt die

1) F. Pax, Allgemeine Morphologie der Pflanzen, Stuttgart 1890, p. 196.

auffallende Erscheinung hinzu, dass die endständigen Pelorien zuweilen eine übernormale Zahl von Gliedern bilden, in anderen Fällen dazu noch ungewöhnliche Grösse erlangen. Für die erstere mag unsere *Linaria*, für die letztere die merkwürdige Form der *Digitalis purpurea* mit grosser terminaler Pelorie als Beispiel dienen. Diese Thatsachen werden oft damit erklärt, dass man sagt, es fliesse dem Scheitel ein Ueberschuss von Nahrung zu. Dass damit gar keine Erklärung gegeben ist, bedarf keiner näheren Begründung.

Einfacher liegt die Sache bei den seitenständigen Pelorien. Wenn unter Hunderten oder Tausenden zygomorpher Seitenblüthen eine Pelorie auftritt, so liegt deren Deutung als Rückschlag sehr nahe. Es handelt sich dann nur darum, ob die Blüthe in allen Gliedern oder nur in einzelnen ihrer Theile zu der Urform zurückgekehrt sei. Diese Frage muss in jedem einzelnen Falle besonders behandelt werden, und wird sich bald mit grösserer, bald mit geringerer Gewissheit entscheiden lassen. Hier haben wir sie nur für die Linarien, besonders für unsere Art, zu erwägen.

Ob die heute lebenden *Linaria*-Arten von einer Urform abstammen, oder von mehr als einer, ist unbekannt. Für einen einheitlichen Ursprung spricht die grosse Aehnlichkeit der Blüthenformen. Betrachtet man dagegen die bedeutende Verschiedenheit in den vegetativen Theilen, so steigt die Vermuthung auf, es könnte mehr als ein Vorfahr an der Bildung der Gattung betheiligt sein. Da bestimmte Anhaltspunkte zur Entscheidung der Sache fehlen, so mag der Einfachheit halber angenommen werden, die ganze Gattung stamme von einer Grundform ab, die zugleich auch für die Gattung *Antirrhinum* den Ausgangspunkt gebildet habe. Der Blüthe dieser Urform kann man nach Art der actinomorphen Solaneen regelmässige Kronröhre ohne Saftmaal am Schlunde und fünf gleich entwickelte fertile Staubblätter zuschreiben. Wahrscheinlich war die Röhre spornlos, doch lässt sich in Anbetracht des Umstandes, dass die actinomorphe Blüthe der *Aquilegia* mit fünf Spornen versehen ist, die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, dass sie fünf Sporne führte. Diese Urform nun verwandelte ihre regelmässige Blüthe in eine zygomorphe, die alle wesentlichen Eigenschaften der *Linaria*-Blüthe aufwies, und von dieser Form zweigten sich die verschiedenen Typen ab, aus denen die Gattung *Linaria* heute zusammengesetzt ist. Ob jeder Typus wieder aus einer Grundform hervorgegangen, ob diese Formen direct an die zygomorphe Mutterform anschliessen oder erst secundären Ursprungs sind, ob

die Grundformen der Typen heute noch vorhanden oder längst ausgestorben sind: alle diese Fragen müssen wir aus Mangel an Anhaltspunkten zu ihrer Erledigung unerörtert lassen.

Nehmen wir nun an, die zygomorphe Urform habe Rückschläge gebildet, so konnten diese im Bau noch vollkommen zu den Vorfahren mit regelmässigen Blüthen zurückkehren; die secundären abgeleiteten Arten vermögen dies aber um so weniger, je weiter sie sich in der Gestalt von der primitiven entfernt haben. Sie können Bildungsabweichungen nur innerhalb ihres besonderen Abänderungsspielraumes erzeugen und daher, wenn überhaupt, nur einzelne Eigenschaften der Urform wieder hervorbringen. Die Pelorien treten nun in zwei Formen auf, der häufigeren mit fünf Spornen und der selteneren spornlosen, *anectaria* Gmel., die bei der *L. spuria* nicht beobachtet wurde. Die von Gmelin gegebene Figur einer Pflanze der *L. vulgaris*, deren Blüthenstand ausschliesslich aus solchen spornlosen Blüthen bestand, gewährt ein Bild, das auffallend an eine Solanee erinnert, während die Pflanze mit fünfspornigen Pelorien einer solchen viel weniger gleicht. Die Existenz der spornlosen Pelorie legt die Vorstellung nahe, dass die reguläre Grundform keine Sporne besessen habe. Geht man von dieser Annahme aus, dann wäre die eine Blüthe innerhalb des der Art möglichen Abänderungsspielraumes in allen Theilen bis auf den Gaumen, der aber auch noch fehlen kann, zur Urgestalt zurückgekehrt. Die zweite Form dagegen zeigte den Rückschlag nur in der regelmässigen Form der Krone, — sie hätte sich von dem Gaumen- und Sporn-Apparat nicht frei machen können, brächte nun aber beide dem Symmetrie-Gesetz entsprechend in Fünfzahl hervor.

Wir werfen noch einen letzten Blick auf unsere *L. spuria*. Während bei den übrigen Arten die Pelorien und sonstigen Anomalien an den meisten Orten nur ausnahmsweise auftreten, erzeugt sie constant in verhältnissmässig hohem Procent-Satz sowohl die zygomorphen als die actinomorphen Bildungsabweichungen. Erwägt man dieses verschiedene Verhalten der Arten, so gelangt man leicht zu der Vorstellung, dass *L. spuria* in einem Umbildungs-Process begriffen sei, der, wie sich von selbst versteht, nicht anders denn säcular gedacht werden kann. Offenbar sind hier zwei Möglichkeiten offen. Entweder die Art strebt erst danach, dieselbe Constanz der Blüthenform zu erlangen, die den Schwesterarten eigen ist, oder sie bewegt sich in der entgegengesetzten

Richtung, verliert die Form-Constanz immer mehr, die sie einst besessen, und giebt vielleicht neuen Formen den Ursprung. Unter diesen könnte auch eine enthalten sein, die regelmässige Krone besässe und in Beziehung auf die Blüthengestalt sich der actinomorphen Urform näherte. Als für die zweite Möglichkeit sprechend lässt sich die Thatsache anführen, dass unsere Art kleistogame fruchtbare Blüthen erzeugt und dass Selbstbestäubung auch bei den chasmogamen Blüthen leicht vorkommen kann und sicher oft vorkommt[1]). In demselben Sinne könnte man auch den Umstand deuten, dass die normale zygomorphe Blüthe der *L. spuria* häufig von der Orientirung abweicht, die diesen Blüthen sonst eigen ist. — Wollte man sich diese Thatsachen zu Gunsten der ersten Möglichkeit zurechtlegen, so könnte dies, wie uns scheint, nur in gezwungener Weise geschehen. Welche der beiden Möglichkeiten nun zutrifft, darüber wird erst die zukünftige Beobachtung entscheiden können. Sollten nach Jahrhunderten die unsere Zeit hauptsächlich bewegenden Fragen noch das Interesse der Forschung besitzen und unsere Bibliotheken bis dahin nicht von Würmern zernagt oder unser Strohpapier sonst zerstört sein, so findet sich vielleicht wieder einmal ein Beobachter, der unverdrossen einige zehntausend Zählungen unternimmt, und die heute unlösbaren Fragen beantwortet. Vielleicht geht diese Erwartung noch eher in Erfüllung als die andere, dass eine Zeit kommen werde, wo man, selbst ohne Laplace's Weltgeist mit seiner berühmten Universalformel zu Hülfe zu rufen, auf mathematischem Wege bestimmen könne, welche wahrscheinliche Entwickelungsbewegung eine organische Form durchlaufen hat.

Als Schluss dieser Arbeit möge eine Erwägung mitgetheilt werden, die sich dem Verfasser wiederholt aufdrängte und die mit einigen in unserer Untersuchung behandelten Fragen nahe zusammenhängt.

---

1) In meiner früheren Arbeit erwähnte ich der Thatsache, dass während langer Beobachtung der Pflanze im Freien niemals Insecten-Besuch wahrgenommen wurde. Dies geschah aber im Sommer 1896, als ich eine grosse Anzahl von Stöcken im Garten kultivirte. Hier wurde beobachtet, dass die Blüthen vereinzelt von der Honigbiene und einer kleinen Diptere besucht wurden. Doch ist wohl zu erwähnen, dass die Bienen die in der Nähe stehenden Stöcke der *Reseda odorata* in grossen Schaaren umschwärmten und nur hier und da einzeln zu unserer Pflanze hinüberflogen.

Jedem, der aufmerksam die im Laufe der letzten Jahre auf dem Grenzgebiete zwischen Physiologie und Morphologie entstandene Literatur verfolgt, werden zwei Dinge auffallen. Erstens begegnet man einer eigenthümlichen Anwendung des Causalitäts-Begriffes. Man hört die Ansicht aussprechen, dass mit einer genauen Kenntniss der Formänderungen, der dabei stattfindenden Bewegungen, auch die Erkenntniss verbunden sei, warum sie erfolgen. In gewissem Sinne ist dies richtig, insofern nämlich, als einem Entwickelungszustande immer ein anderer voraufgehen muss, und alle Zustände somit eine zusammenhängende Kette bilden, in der ein Glied stets eine Ursache des nächstfolgenden darstellt. So ausgedrückt, ist die Sache unbestreitbar, aber man sieht alsbald, dass mit dieser Form der Anwendung des Satzes vom zureichenden Grunde nichts weniger gewonnen ist, als die Erkenntniss der ursächlichen Beziehungen zwischen den Gliedern der Reihe. Und behauptet man gar, ein Glied der Reihe sei die Ursache des nächstfolgenden, so sagt man zu viel. Denn damit ein Zustand in den nächsten übergehen könne, wird eine Reihe äusserer Bedingungen, wie Wärme, Gegenwart von freiem Sauerstoff u. s. w., vorausgesetzt. Wie diese aber einwirken, ob und wie sie Formänderungen selbst beeinflussen, ist uns völlig unbekannt.

Der zweite auffallende Punkt besteht in der Mahnung, die Ausdrücke Ursache und Kraft sparsam und nur mit Vorsicht zu gebrauchen, vielleicht ganz zu vermeiden und sich auf das Beschreiben der Vorgänge zu beschränken. Da jenen Ausdrücken metaphysische Unklarheiten anhaften, so sei ihr Gebrauch nicht unbedenklich. So sicher es ist, dass mit den beiden Wörtern Missbrauch getrieben worden ist, nicht selten getrieben wird, und wohl in aller Zukunft getrieben werden wird: sie sind dennoch unentbehrlich für den Betrieb der Wissenschaft und unbedenklich, wenn man sich ihrer Bedeutung bewusst ist. Von hervorragenden Philosophen und theoretischen Naturforschern sind diese Dinge so eingehend erörtert worden, dass wir jedes Wort darüber als überflüssig erachten. Nur auf einen Umstand soll hier hingewiesen werden.

Die vorhin besprochene Anwendung des Causalitäts-Begriffes und die eben erwähnte Mahnung hängen, wenigstens theilweise, mit einer Wendung zusammen, die in neuester Zeit die theoretische Mechanik genommen und der besonders G. Kirchhoff[1]) einen

1) G. Kirchhoff, Vorlesungen über mathematische Physik. Mechanik. Leipzig 1876.

klaren Ausdruck verliehen hat. Nachdem er in der Vorrede zu seiner Mechanik auf die mit den Ausdrücken Ursache und Kraft verbundenen Unklarheiten hingewiesen, leitet er die erste Vorlesung mit den Sätzen ein:

„Die Mechanik ist die Wissenschaft von der Bewegung; als ihre Aufgabe bezeichnen wir: die in der Natur vor sich gehenden Bewegungen vollständig und auf die einfachste Weise zu beschreiben."

„Bewegung ist Aenderung des Ortes mit der Zeit; was sich bewegt, ist die Materie. Zur Auffassung einer Bewegung sind die Vorstellungen von Raum, Zeit und Materie nöthig, aber auch hinreichend. Mit diesen Mitteln muss die Mechanik suchen, ihr Ziel zu erreichen, und mit ihnen muss sie die Hülfsbegriffe construiren, die sie dabei nöthig hat, z. B. die Begriffe der Kraft und der Masse."

Dem ersten dieser Sätze begegnet man in der Literatur so häufig, dass man ihn fast schon als geflügeltes Wort bezeichnen möchte. Ob aber die Bedeutung, die ihm beigelegt wird, sich immer mit der deckt, die ihm im Sinne seines Urhebers zukommt, darf man bezweifeln. Treten wir der Sache etwas näher.

Was versteht Kirchhoff unter Beschreiben? Darüber giebt er in der Erläuterung zu seiner Ansicht genaue Auskunft. Von den angeführten Beispielen ist das eine[1]), die Kepler'schen Gesetze und Newton's Gravitations-Gesetz, besonders lehrreich, und wir wollen daher dieses wählen. Durch die Kepler'schen Gesetze wird die Bewegung der Planeten um die Sonne „mit einem gewissen Grade von Genauigkeit beschrieben". Kirchhoff zeigt nun, wie sich durch Einführung des Begriffes Kraft aus jenen Gesetzen der Newton'sche Gravitations-Satz auf analytischem Wege entwickeln lässt. Hat man diesen Satz aber, so kann man, von ihm ausgehend, umgekehrt verfahren und die Kepler'schen Gesetze durch Rechnung daraus ableiten. Der Newton'sche Satz ist daher nur ein anderer Ausdruck für dieselbe Sache, aber ein einfacherer; er hat dazu den grossen Vortheil, viel allgemeiner zu sein. Das Newton'sche Gesetz „beschreibt" also die fraglichen Bewegungen vollständig und auf die einfachste Weise.

Die einfachste Beschreibung im Sinne Kirchhoff's giebt aber zugleich eine vollständige Erklärung der Vorgänge, denn alle Ver-

1) l. c., p. 6.

änderungen erfolgen nach dem Princip der Erhaltung der Energie; überall aber, wo dies der Fall, ist unser Causal-Bedürfniss vollkommen befriedigt.

Das Angeführte schliesst jeden Zweifel über die Bedeutung des Wortes „Beschreiben" in Kirchhoff's Darstellung aus. Doch fügen wir noch Folgendes hinzu. Es ist wohl zu bedenken, dass, wenn auch die Grössen Kraft und Masse nur als Hilfsbegriffe auftreten, doch die messbaren Quantitäten, in denen die Kraft F und die Masse m in den Gleichungen der Mechanik vorkommen, unverändert bleiben, gleichviel, ob man die beiden Begriffe als Hilfs- oder als Grundbegriffe betrachtet. Die bekannte, auf ein Coordinaten-System bezogene, Bewegungsgleichung

$$F = m \frac{d^2x}{dt^2}$$

behält ihren quantitativen Werth, mag man F und m begrifflich im einen oder anderen Sinne auffassen. (Vergl. die Entwickelungen in Kirchhoff's erster und zweiter Vorlesung). Und dasselbe gilt von den Begriffen der Arbeit, Bewegungsgrösse, lebendigen Kraft[1]) u. s. w.

In den Gleichungen der Mechanik, der vollkommensten aller Wissenschaften, treten nur drei Variablen auf, Raum, Zeit und Masse. Sind deren Beziehungen festgestellt, so vermag man durch analytische Mittel die Bewegung eines Körpers, die Configuration eines Systems auf Jahrhunderte im Voraus zu bestimmen. Die Vorgänge werden vollständig beschrieben und zugleich vollständig erklärt.

Viel schwieriger werden aber die Verhältnisse, wenn man in die übrigen Gebiete der Physik eintritt. Man denke an die materiellen Systeme und Kräfte in der Lehre von der Wärme, Elektricität u. s. w. Nur zum kleinen Theile erst ist es hier gelungen, ein Beschreiben im Sinne Kirchhoff's zu erreichen. Niemand nimmt daher Anstoss daran, wenn von Cohäsions-Kraft, von Krystallisations-Kraft u. s. w. gesprochen wird.

Ganz ungleich verwickelter aber noch gestalten sich die Dinge,

1) Will man weiter gehen als Kirchhoff und auf den Kraftbegriff überhaupt verzichten, dann bedarf die Mechanik einer beträchtlichen Umgestaltung. Eine solche hat bekanntlich H. Hertz versucht (Die Principien der Mechanik, Leipzig 1894). Von ihm wird der Kraftbegriff dadurch beseitigt, dass er verborgene bewegte Massen einführt. Von dieser Auffassung dürfen wir hier aber absehen.

sobald man zu den lebenden Wesen übergeht. Jeder Organismus stellt ein System, eine Configuration von Theilen dar, deren Beziehungen uns ihrem Wesen nach völlig unbekannt sind. Als wieviel Variabeln und Constanten diese Beziehungen in eine etwa aufzustellende Gleichung für eine Wachsthumsbewegung einzusetzen wären, ist demnach ebenso unbekannt. Dieses System nun steht zu anderen Systemen in Beziehung, ein Verhältniss, das wir als Einflüsse der Wärme, des Lichtes u. s. w. bezeichnen. Es sei nur an die Bedeutung des Lichtes und der Schwere für die Gestaltung des Pflanzenkörpers erinnert. Auch diese, bisher nur zum kleinen Theile erforschten Beziehungen müssten vollständig bekannt sein, um sie als Variablen oder Constanten in die Gleichung einführen zu können. Vermöchte man also für die Entwickelungsbewegung eines Organismus eine solche Gleichung, die auf erschöpfender Kenntniss aller erwähnten Beziehungen, der inneren wie der äusseren, beruhte, aufzustellen, dann wäre das erreicht, was die theoretische Mechanik leistet, indem sie die Bewegungen „beschreibt"; dann wäre, um mit Schleiden zu reden, der Bildungstrieb nach mathematischen Gesetzen construirt. Wird aber menschliches Wissen jemals diese Höhe erreichen?

Nach Allem heben wir noch einmal hervor, dass das bloss formale Beschreiben ohne Kenntniss der inneren und äusseren Ursachen keine Erklärung der Wachsthumsvorgänge liefert. Weiter aber möchten wir mahnen, sich im Gebrauche der Ausdrücke Kraft und Ursache nicht mehr als nothwendig zu beschränken. Das, worauf es beim heutigen Stande unserer Wissenschaft ankommt, ist, überhaupt erst, sei es durch die Beobachtung, sei es durch den Versuch, Zusammenhänge causaler Natur nachzuweisen. Sind diese nur festgestellt, so wird sich die weitere Behandlung nach strengeren Principien schon finden.

Figuren-Erklärung.

Tafel IX.

Fig. 1 u. 2. *Linaria spuria*. Normale Blüthe in Vorder- und Seitenansicht.

Fig. 3 u. 4. Spornansatz und angrenzender Theil der Krone von unten betrachtet.

Fig. 5—8. Aehnliche Bilder, nach sehr spät im Herbst gebildeten Blüthen; die Seitensporne zeigen verschiedene Stufen der Ausbildung.

Fig. 9. Kleistogame Blüthe aus später Jahreszeit mit einem kurzen Nebensporn.

[illegible]

Fig. 22. 5zählige Pelorie.

Fig. 23. [illegible] Mittelbildung zwischen normaler Blüthe und Pelorie, von ihren 5 Spornen sind 2 nach oben, 3 nach unten gerichtet.

Fig. 24. 5zählige Pelorie mit schwach gebogener Röhre, die längeren Spornen [illegible] auf der concaven Seite.

Fig. 25. Unter der Basis gebogene 5zählige Pelorie mit Sporn-Apparat, der nach einer Seite gewandt ist.

Fig. 26. 5zählige Pelorie mit zygomorpher Ausbildung des Kronensaumes und mit Lage der zygomorphen Blüthe.

Fig. 27. 5zählige Pelorie mit ungewöhnlich grossem Kelche.

Fig. 28. Kleine 5zählige Pelorie, von deren 5 Spornen 2 nach einer, 3 nach der anderen Seite gewandt sind.

Fig. 29. 5zählige Pelorie mit theilweise nach dem Innern der Röhre gewandten Spornen.

Fig. 30. 4zählige Pelorie.

Fig. 31. 4zählige Pelorie mit eigenthümlichem Kronensaum; 2 gegenüberstehende Blätter sind von rother Farbe und grösser als die 2 mit ihnen alternirenden gelben.

Fig. 32 u. 33. 5zählige Pelorie mit schwach zygomorph ausgebildetem Saume: an diesem bilden zwei mattroth gefärbte, nahe zusammenstehende Blätter die Oberlippe.

Fig. 34 u. 35. Blüthe mit $\frac{1}{4}$ und 2 Spornen von oben, Fig. 35, und von unten gesehen, Fig. 34. Während des Zeichnens hatten sich 2 Kronzipfel etwas gebogen, daher die Verschiedenheit in den Figuren.

Fig. 36. Blüthe mit $\frac{1}{4}$ und 2 Spornen in abnormer Stellung.

Fig. 37. 6zählige Pelorie mit partiell zygomorpher Ausbildung im Saum und im basalen Theile der Krone.

Fig. 38. Kleine 4zählige Pelorie mit geschlossenem Saum; nach Entfernung des vorderen Kelchblattes gezeichnet.

Fig. 39. Blüthe mit $\frac{1}{4}$ von abnormer Gestalt. 2mal vergrössert.

Fig. 40. 6zählige gespaltene Pelorie, von unten gesehen.

Fig. 41. *Linaria vulgaris.* Blüthe mit abnorm gestalteter Oberlippe.

Fig. 42. Blüthe wie vorige, aber die Asymmetrie weiter ausgebildet.

Fig. 43. Blüthe mit verkümmerter Oberlippe.

Fig. 44. Der vorigen ähnliche Blüthe, an der auch die Unterlippe schwach entwickelt ist.

Fig. 45. In allen Theilen verkümmerte Blüthe.

Fig. 46. Verkümmerte Blüthe, an der ausnahmsweise die obere Lippe sich stärker entwickelt hatte, als die untere.

Fig. 47. Blüthe mit verkümmerter Oberlippe. An der Unterlippe ist der Gaumen unverhältnissmässig entwickelt.

Fig. 48. Blüthe, an der die Oberlippe kaum angedeutet, die Unterlippe dagegen stark ausgebildet ist.

Fig. 49. Blüthe mit einer Unterlippe, deren einer seitlicher Zipfel nach oben verschoben ist. Ohne Sporn. (S. Fig. 54.)

Fig. 50. An der sonst normalen Blüthe ist der Gaumen gegenüber den Zipfeln ungewöhnlich stark entwickelt.

Fig. 51. Form der Blüthe ähnlich der in Fig. 49 dargestellten.

Fig. 52. Blüthe mit normaler Zahl der Blumenblätter, aber abnormer Gestaltung der Krone und einem aufwärts gebogenen Nebensporn.

Fig. 53. Die Unterlippe der Blüthe von ähnlicher Gestalt, wie die in Fig. 51 dargestellte, der eine seitliche Zipfel verschoben.

Fig. 54. Seitenansicht der in Fig. 49 abgebildeten Blüthe.

Fig. 55. Blüthe mit stark asymmetrischer Gestaltung.

Fig. 56. Seitenansicht zu Fig. 51.

Fig. 57 u. 58. Blüthe mit einblättriger Ober- und fünfblättriger Unterlippe. Von den drei Spornen sind zwei gross und gleich lang, der dritte dagegen ist in der Entwickelung zurückgeblieben. Fig. 57 seitliche, Fig. 58 untere Ansicht.

Tafel X.

Fig. 1 u. 2. *Linaria vulgaris.* Blüthe nach $\frac{1}{4}$ gebaut, mit 2 Spornen. Untere und Seiten-Ansicht.

Fig. 3 u. 4. Nach $\frac{2}{2}$ gebaute Blüthe in Seiten- und Vorder-Ansicht.

Fig. 5 u. 6. Nach $\frac{4}{1}$ gebaute Blüthe in Vorder- und Seiten-Ansicht.

Fig. 7 u. 8. Nach $\frac{2}{2}$ gebaute Blüthe in den beiden Ansichten.

Fig. 9. *Linaria striata.* Blüthe mit der Anordnung der Glieder nach $\frac{2}{4}$. Die beiden Sporne sind fast der ganzen Länge nach verwachsen.

Fig. 10 u. 11. Normale Blüthe in Vorder- und Seiten-Ansicht.

Fig. 12. Asymmetrische nach $\frac{3}{4}$ gebaute Blüthe. Von den 3 Spornen sind 2 verwachsen.

Fig. 13. Seltene, nach $\frac{4}{4}$ gebaute Blüthe mit 2 Spornen.

Fig. 14. Nach $\frac{2}{5}$ gebaute asymmetrische Blüthe mit 3 Spornen.

Fig. 15. Blüthe, deren Glieder nach $\frac{3}{4}$ geordnet sind, die beiden Sporne fast der ganzen Länge nach verwachsen.

Fig. 16 u. 17. Gänzlich abnormal gebaute Blüthe in unterer (Fig. 16) und oberer (Fig. 17) Ansicht. S. Text S. 469.

Fig. 18 $\left(\frac{140}{1}\right)$. *Linaria spuria.* Scheitel-Region eines Sprosses mit Schraubenstellung der Blätter. Die Zahlen geben die Reihenfolge der Blätter, vom jüngsten ausgehend, an. Die punktirten Umrisse deuten die Achselsprosse an. An den Blättern 4 u. 5 sind die oberen Theile durch den Schnitt entfernt.

Fig. 19 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Scheitel-Region mit Uebergang der Quirl- in Schraubenstellung. Bezeichnungen wie in Fig. 18. An Blatt 2 u. 3 sind die oberen Theile im Umriss angedeutet, doch sei ausdrücklich bemerkt, dass Blatt 3 nicht dem Scheitel anliegt, sondern hoch bogenförmig darüber emporragt.

Fig. 20 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Achselspross, dessen Blätter noch Quirlstellung einnehmen.

Fig. 21 u. 22. Anlegung der Blätter eines Quirles. Die zugehörigen Bilder s. auf Taf. XI, Fig. 1 u. 2.

Fig. 23 $\left(\frac{95}{1}\right)$. Scheitel-Region mit Schraubenstellung der Blätter, ähnlich der in Fig. 18 dargestellten.

Fig. 24 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Scheitel-Region mit Uebergang der Quirl- in Schraubenstellung.

Fig. 25 $\left(\frac{95}{1}\right)$. Aehnliche Scheitel-Region; die äusseren Blätter stehen noch fast in einem Quirl.

Fig. 26 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Längenschnitt durch den Scheitel eines rasch wachsenden Sprosses. Das Blatt rechts liegt in der Median-Ebene, das links etwas darüber. In beiden Blattachseln jüngste Sprossanlagen.

Fig. 27 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Achselspross mit den zwei ersten Blättern, diese auf ungleicher Höhe.

Fig. 28 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Durchschnitte zweier jungen Blätter a u. b. S. Text S. 443.

Tafel XI.

Fig. 1 u. 2 $\left(\frac{140}{1}\right)$. *Linaria spuria.* Anlegung der Blätter eines Quirles am Achselspross. Vorher geht die Form Fig. 8; es folgen die Bilder Fig. 21 u. 22 auf Taf. X.

Fig. 3 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Scheitel-Region eines in später Jahreszeit entstandenen Achselsprosses. Die beiden älteren Blätter haben ihr Wachsthum längst eingestellt und sind mit grossen Drüsenhaaren bedeckt, von denen die terminalen gezeichnet wurden. Von den beiden jüngeren ist das vordere, durch den Umriss angedeutete, noch sehr klein.

Fig. 4 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Der vorigen ähnliche Sprossanlage. Die beiden älteren Blätter sind noch früher in Dauergewebe übergegangen. Das zweite Blattpaar wird eben angelegt, das vordere Glied durch den Umriss angegeben.

Fig. 5 $\left(\frac{70}{1}\right)$. Adventiv-Spross am hypokotylen Gliede. Es wurde hier erst ein grösseres Blatt gebildet, dem ein 2gliedriger Quirl folgte.

Fig. 6 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Scheitel-Region des in Fig. 7 dargestellten Adventiv-Sprosses.

Fig. 7 $\left(\frac{35}{1}\right)$. Adventiv-Spross. An das erste grosse Blatt schloss sich erst spät ein zweites, b, nach dessen Erzeugung eben am Scheitel ein drittes in normaler Weise angelegt wird.

Fig. 8 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Scheitel eines normalen Achselsprosses unmittelbar vor Beginn der Bildung eines Blattes (s. Fig. 1 u. 2). In den Achseln der Blätter des zweiten Paares die Achselsprossanlagen, die schon in die eigentlichen Blattachseln gerückt sind.

Fig. 9 u. 10 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Blüthenanlage vor der Bildung des ersten Kelchblattes, Fig. 10 im Längen-, Fig. 9 im Querschnitt.

Fig. 11 $\left(\frac{70}{1}\right)$. Adventiv-Spross am hypokotylen Gliede mit zwei gleich grossen ersten Blättern.

Fig. 12 $\left(\frac{85}{1}\right)$. Theil eines Spross-Systems, das gegen Schluss der Vegetations-Periode gebildet worden war. Vier Blätter sind ähnlich den in Fig. 3 dargestellten. Der Scheitel legt eben zwei neue Blätter an, dasselbe geschieht von den Achselsprossen der beiden älteren Blätter. Die Sprossanlagen in den Achseln der beiden nächst jüngeren Blätter sind nicht angedeutet. Wie man sieht, stehen die Scheitel mit ihren jüngsten Bildungen völlig nackt da.

Fig. 13 u. 16 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Anlegung des ersten Kelchblattes auf der Innenseite der jungen Blüthenachse. Fig. 13 Querschnitt, Fig. 16 medianer Längenschnitt; in dieser rechts der Kelchblatthügel.

Fig. 14 u. 17 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Anlegung der vier weiteren Kelchblätter. Die Schnitte wie in voriger Figur.

Fig. 15 $\left(\frac{85}{1}\right)$. Adventiv-Spross mit zwei ersten grossen und einem dritten kleineren Blatte auf gleicher Höhe.

Fig. 18 $\left(\frac{90}{1}\right)$. Ende eines Sprosses mit den in später Jahreszeit gebildeten Gliedern. Das auf der Oberseite links unten stehende Blatt besitzt einen grossen nackten Achselspross, *a*. Das rechts darüber auf der Vorderseite stehende einen etwas kleineren, der durch eine punktirte Linie angedeutet wurde. Die auf der Hinterseite gelegenen Blätter wurden nicht gezeichnet.

Fig. 19 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Kelchanlage mit abnormaler Gestalt des hinteren Blattes.

Fig. 20 $\left(\frac{200}{1}\right)$. Anlegung der fünf Staubblatthügel nach den Kronblättern; der hintere mediane Hügel ist der grösste. Zeichnung ohne den Kelch, der entfernt worden war.

Fig. 21 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Gestalt des Primordiums nach der Anlegung des Kelches, von oben gesehen.

Fig. 22 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Das Primordium in etwas älterem Zustande, von der Seite gesehen.

Fig. 23 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Durchschnitt einer ähnlichen Anlage, der links die vordere Höhe des Ringwalles angiebt, aus dem die Kelchzipfel hervorgehen.

Tafel XII.

Fig. 1 $\left(\frac{90}{1}\right)$. *Linaria spuria.* Blüthenknospe zur Zeit der Placenten-Bildung; aussen die 5 Blumenblätter, deren 2 obere schon grösser sind und abgerundeten Umriss haben gegenüber den 3 kleineren unteren, die mehr zugespitzt erscheinen. Von den 5 Staubblattanlagen ist das obere, *s*, das Staminodium, kleiner, als die 4 fertilen, die hier in der oberen Ansicht blumenblattartig aussehen, im Durchschnitt aber eine Gestalt haben ähnlich der in Fig. 3 gegebenen. Der Kelch entfernt.

Fig. 2 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Knospe nach Anlegung der beiden Fruchtblätter, die als 2 halbmondförmige, seitlich sich vereinigende Hügel sichtbar sind. Das Staminodium ist hier schon im Wachsthum zurückgeblieben. Der Kelch entfernt.

Fig. 3 $\left(\frac{70}{1}\right)$. Durchschnitt einer kleinen normalen Blüthenanlage, die etwas älter war, als die in Fig. 1 dargestellte; aussen der durchschnittene Grund der Blumenkrone. In diesem Alter berühren sich die 5 Staubblätter.

Fig. 4 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Längendurchschnitt des Primordiums zur Zeit der Anlegung des Kronen-Fünfecks. Rechts das innere Kelchblatt.

Fig. 5 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Beginn der Kronenbildung. Der bis dahin runde Scheitel gestaltet sich zum Fünfeck um, aussen die 5 Kelchblätter.

Fig. 6 $\left(\frac{70}{1}\right)$. Durchschnitt einer 5zähligen Pelorien-Knospe, die Antheren in Contact (vergl. Fig. 3).

Fig. 7 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Anlage einer 5zähligen Pelorie nach der Bildung der Kelchblätter; die Buchstaben *i* und *a* bedeuten innen und aussen hier wie in den folgenden Figuren.

Fig. 8 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Anlage einer nach $\frac{1}{4}$ gebauten Blüthe; auf der Innenseite stehen 2 gleich grosse Kelchblätter, auf der Aussenseite das mediane. Anlage von ungewöhnlicher Grösse.

Fig. 9 $\left(\frac{140}{1}\right)$. 5zählige Pelorie nach der Anlegung des Kelches, die wahrscheinlich nach $\frac{2}{5}$ stattfand, von dem vorderen, rechts von der Mitte gelegenen, grossen Blatte ausgehend. Auch diese Anlage von besonderer Grösse.

Fig. 10 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Anlage einer 5zähligen Pelorie mit einem etwas abnormal gestalteten Kelchblatte. Die Entstehungsfolge der Glieder nicht mehr deutlich wahrnehmbar. Gleich den beiden vorigen von besonderem Umfang.

Fig. 11 $\left(\frac{140}{1}\right)$. 5zählige Pelorie mit abnormaler Gliederfolge; das links hinten stehende Blatt durch das vordere verdeckt. Anlage sehr klein.

Fig. 12 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Anlage einer 5zähligen Pelorie mit Ordnung und Folge der Kelchblätter nach $\frac{2}{5}$.

Fig. 13 $\left(\frac{140}{1}\right)$. 4zählige Pelorie nach Anlage der 4 Kelchblätter.

Fig. 14 $\left(\frac{70}{1}\right)$. Blüthenknospe in vorgeschrittenem Alterszustande, die Ungleichheit der Kelchblätter zeigend (vergl. Fig. 17).

Fig. 15 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Blüthenanlage nach $\frac{1}{4}$, wie die in Fig. 8 dargestellte, aber kleiner.

Fig. 16 $\left(\frac{140}{1}\right)$. Anlage einer 5zähligen Pelorie, die Folge der Glieder nicht mehr deutlich erkennbar.

Fig. 17 $\left(\frac{95}{1}\right)$. Junge Blüthenanlage, von vorn betrachtet, die Ungleichheit der Kelchblätter im Ganzen und der Glieder der zwei Paare im Besondern zeigend.

Tafel XIII.

Fig. 1 $\left(\frac{70}{1}\right)$. *Linaria spuria.* Scheitel eines Sprosses mit 5zähliger Pelorie, deren Kelch nach $\frac{2}{5}$ gebildet wurde. Das jüngste innere Kelchblatt ragt in den Raum zwischen den beiden über der Blüthe stehenden Laubblättern, nimmt also den Ort ein, der an der normalen Blüthe dem grossen ersten Blatte zukommt. Der Scheitel ist zur Seite gedrängt, eine Erscheinung, die nur in später Jahreszeit, kurz vor Schluss des Wachsthums beobachtet wurde.

Fig. 2 $\left(\frac{140}{1}\right)$. *L. Cymbalaria.* Junge Blüthenanlage nach der Bildung des Kelches; der Scheitel von innen nach aussen abfallend.

Fig. 3 $\left(\frac{70}{1}\right)$. *L. spuria.* Auffallend grosse Blüthenanlage, nach $\frac{1}{4}$ gebaut; der Scheitel ist auch hier zur Seite gedrängt (s. Text S. 447).

Fig. 4 $\left(\frac{140}{1}\right)$. *L. Cymbalaria.* Durchschnitt eines Primordiums vom Alter des in Fig. 2 gezeichneten.

Fig. 5 $\left(\frac{140}{1}\right)$. *L. spartea.* Blüthenanlage, aussen der Kelch, innen das die Kronenbildung einleitende Fünfeck, an dessen stumpfen Ecken die Hügel sichtbar.

Fig. 6 $\left(\frac{140}{1}\right)$. *L. multipunctata.* Sprossscheitel mit Blüthenanlage in der Achsel des zweiten Blattes, f^2; der Scheitel kleiner als das Achsel-Product. Längenschnitt.

Fig. 7 $\left(\frac{140}{1}\right)$. *L. spuria.* Ganz unregelmässig gebaute Blüthenanlage, jedenfalls einer Pelorie angehörend.

Fig. 8 $\left(\frac{140}{1}\right)$. *L. spartea.* Seitenansicht einer Blüthenanlage, wie der in Fig. 5 von oben gesehenen.

Fig. 9 $\left(\frac{140}{1}\right)$. *L. peltata.* Umriss eines Scheitels mit Blüthenanlagen in den Achseln der Glieder des zweiten Blattquirles. Von den beiden jüngsten Blättern ist nur das hintere mit punktirter Linie angedeutet. Die Blüthenscheitel fallen von innen nach aussen ab.

Fig. 10 $\left(\frac{140}{1}\right)$. *L. peltata.* Anlegung eines Blattquirles am Scheitel, rechts das im Wachsthum voraneilende Glied.

Fig. 11 $\left(\frac{140}{1}\right)$ *L. peltata.* Längenschnitt des Scheitels Fig. 10, senkrecht zur Median-Ebene der Blattanlagen. Unten die dem zweiten Blattpaare angehörenden Achselsprosse.

Fig. 12 $\left(\frac{140}{1}\right)$. *L. multipunctata.* Blüthenanlage. Aussen die Durchschnitte der Kelchblätter, darauf folgend die Blumen- und Staubblatthügel. Das Staminodium bleibt hier früh im Wachsthum zurück.

Fig. 13 $\left(\frac{95}{1}\right)$. *L. atropurpurea.* Scheitel eines Blüthenstandes mit Blüthenanlagen in den Achseln der Blätter, rechts eine ganz junge, links eine etwas ältere, diese über der Mediane gelegen.

Fig. 14 $\left(\frac{95}{1}\right)$. *L. multipunctata.* Scheitel-Region des Blüthenstandes, f^1, f^2 und f^3 die drei jüngsten Blätter, f^1 auf der Oberseite gelegen, dahinter der theilweise mit punktirter Linie angedeutete Scheitel. Die Sprossanlage in der Achsel des Blattes f^2 hat schon den Umfang des Scheitels erreicht und die zu f^3 gehörende Blüthe ist schon von bedeutender Grösse und über den Scheitel emporgewachsen.

Fig. 15 $\left(\frac{95}{1}\right)$. *L. tristis.* Scheitel-Region des Blüthenstandes. *s* der Scheitel, f^1, f^2, f^3, f^4 die aufeinander folgenden Blätter. In der Achsel des dritten Blattes eine junge Blüthenanlage, gegenüber in der Achsel des vierten Blattes eine ältere Anlage, deren Kelchhügel schon hervorgetreten sind. Der zum Blatt f^2 gehörende Blüthenhügel wurde nicht eingetragen.

Tafel XIV. Erklärung s. S. 510.

Material vón den Wald-

Tag	Summe aller Blüthen	Normale Blüthen	Anomalien im Ganzen	3zählige Pelorien	4zählige Pelorien	5zählige Pelorien	6zählige Pelorien	Gespaltene Pelorien
18. Sept. . . .	3 045	2 915	130		3	45	2	2
19. „ . . .	2 624	2 543	81			38	2	1
20. „ . . .	2 899	2 805	94	1	2	27	1	3
23. „ . . .	2 496	2 409	87		4	24	2	1
24. „ . . .	2 843	2 748	95		3	28	2	3
25. „ . . .	2 535	2 465	70		3	28	4	1
26. „ . . .	1 959	1 917	42			20		
28. „ . . .	1 946	1 909	37		1	13	1	
	20 347	19 711	636	1	16	223	14	11
		968,75	31,25	0,05	0,73	10,95	0,68	0,51

Material aus dem

Tag	Summe aller Blüthen	Normale Blüthen	Anomalien im Ganzen	2zählige Pelorien	3zählige Pelorien	4zählige Pelorien	5zählige Pelorien	6zählige Pelorien	Gespaltene Pelorien
1. Oct. . . .	2230	2125	105			6	44	2	3
3. „ . . .	2770	2579	191	1	1	7	106	5	4
	5000	4704	296	1	1	13	150	7	7
		940,80	59,20	0,20	0,20	2,60	30,00	1,40	1,40

Material vom

Tag	Summe aller Blüthen	Normale Blüthen	Anomalien im Ganzen	4zählige Pelorien	5zählige Pelorien	6zählige Pelorien	7zählige Pelorien	9zählige Pelorien	Gespaltene Pelorien	1/5 mit 1 Sp.	1/5 mit 2' Sp.	[illegible]
2. Sept. .	526	489	37		13	2	1					
3. „ .	737	699	38		12	2						2
4. „ .	976	907	69		18	3			5	2		
5. „ .	2 260	2 159	101		41	2			1		1	1
7. „ .	3 016	2 888	128	2	55	4		1		1	3	
10. „ .	1 558	1 467	91	1	21	1			2			
11. „ .	1 507	1 389	118		26				4			1
12. „ .	1 725	1 603	122		35	1	1					
	12 305	11 601	704	3	221	15	2	1	12	3	4	4
		942,78	57,21	0,24	17,96	1,2	0,16	0,08	0,97	0,24	0,32	0,32

häuser Feldern (1895). Tab. I.

2/1	1/3 mit 1 Sp.	2/3	2/3 ohne Sp.	2/3 mit 2 Sp.	1/4 mit 2 Sp.	1/4 mit 3 Sp.	1/5 mit 3 Sp.	2/4 mit 1 Sp.	2/4 mit 2 Sp.	2/5 mit 2 Sp.	Anomalien sonstiger Art	3-, 4-, 5-, 6-zählige Pelorien	Zygomorphe Anomalien
				5	56	2	6		6		3	50	75
				1	30	1	4		3		1	40	39
	1	1		8	38		2		7		3	31	57
		7		2	40	2	2		2		1	30	55
		7		7	25		6	1	2	1	10	33	49
1		1		4	26				1		1	35	33
		1		3	13	1	1		3			20	22
		1	1	3	13	2			2			15	22
1	1	18	1	33	241	8	21	1	26	1	19	254	352
0,05	0,05	0,88	0,05	1,62	11,84	0,39	1,03	0,05	1,27	0,05	0,93	12,48	17,29

Elysium (1895). Tab. II.

1/3 mit 1 Sp.	2/3	2/3 mit 2 Sp.	3/2	1/4 mit 2 Sp.	1/4 mit 3 Sp.	1/5 mit 3 Sp.	Anomalien sonstiger Art	2-, 3-, 4-, 5-, 6zählige Pelorien	Zygomorphe Anomalien
	2	2		43	2	1		52	50
1	5	6	1	47	1	1	3	120	62
1	7	8	1	90	3	2	3	172	112
0,20	1,40	1,60	0,20	18,00	0,60	0,40	0,60	34,40	22,40

Schönenberge (1895). Tab. III.

2/3 mit 2 Sp.	2/3 mit 3 Sp.	3/2	1/4 mit 2 Sp.	1/4 mit 3 Sp.	1/5 mit 2 Sp.	1/5 mit 3 Sp.	1/5 mit 4 Sp.	2/4 mit 2 Sp.	2/5 ohne Sp.	2/5 mit 2 Sp.	2/4 mit 2 Sp.	2/6	Anomalien sonstiger Art	4-, 5-, 6-, 7-, 9zählige Pelorien	Zygomorphe Anomalien
	2		14	1				3					1	16	20
1			15	2		2		2						14	24
6		1	22			2		7	1				2	21	41
5			29	4	1	1	1	9		1		1	3	43	54
4			42	2		5		3			1		5	62	61
4			56					3					3	23	63
8			58	2		11		5					3	26	85
5	3		56	1		10	1	7					2	37	83
33	5	1	292	12	1	31	2	39	1	1	1	1	19	242	431
2,68	0,40	0,08	23,73	0,97	0,08	2,51	0,16	3,16	0,08	0,08	0,08	0,08	1,54	19,66	35,02

Material von den Wald-

Tag	Summe aller Blüthen	Normale Blüthen	Anomalien im Ganzen	4zählige Pelorien	5zählige Pelorien	6zählige Pelorien	Gespaltene Pelorien	1/3 mit 1 Sp.	1/3 mit 2 Sp.
16. u. 17. Sept. . . .	1717	1652	65		28		1	4	
18. Sept.	2199	2134	65		24	4	5	4	
19. Sept.	401	397	4		3				
3. u. 4. Oct. . . .	3534	3396	138	6	47	1			1
6. Oct.	1179	1152	27		7	1			
	9030	8731	299	6	109	6	6	8	1
		966,89	33,11	0,66	12,07	0,66	0,66	0,88	0,11

Material von der

Tag	Summe aller Blüthen	Normale Blüthen	Anomalien im Ganzen	4zählige Pelorien	5zählige Pelorien	6zählige Pelorien	8zählige Pelorien	Gespaltene Pelorien	1/2	2/1	1/3 mit 1 Sp.	1/3 mit 2 Sp.	1/3 mit 3 Sp.
23. Sept. . . .	3 217	3 084	133	1	32	3		2	1	1	2	2	5
24. Sept. . . .	2 869	2 779	90		18	4		3	1		2	2	
25. Sept. . .	2 768	2 650	118	1	18			4			3		
28. u. 29. Sept.	3 459	3 320	139	2	21		1	1			3	1	1
30. Sept. . . .	2 740	2 642	98	1	18	3					3	2	1
	15 053	14 475	578	5	107	10	1	10	2	1	13	7	7
		961,61	38,39	0,33	7,10	0,66	0,06	0,66	0,13	0,06	0,86	0,46	0,46

Material von der

Zeit	4zählige Pelorien	5zählige Pelorien	6zählige Pelorien	1/3 mit 1 Sp.
20. September bis 4. October . . .	11	126	18	8

häuser Feldern (1896). Tab. IV.

2/2	2/3 ohne Sp.	2/3 mit 2 Sp.	2/3 mit 3 Sp.	1/4 mit 2 Sp.	1/4 mit 3 Sp.	1/5 mit 2 Sp.	1/5 mit 3 Sp.	2/4 mit 2 Sp.	3/3 mit 1 Sp.	Anomalien sonstiger Art	4-, 5-, 6 zählige Pelorien	Zygomorphe Anomalien
5		2	2	13	1			2	1	6	28	30
10		4	1	5				4		4	28	28
										1	3	
29	2	4	1	34		1	1	3		8	54	76
4	1	1		7	1		1		1	3	8	16
48	3	11	4	59	2	1	2	9	2	22	121	150
5,31	0,33	1,21	0,44	6,53	0,22	0,11	0,22	0,99	0,22	2,43	13,39	16,62

Eberhard-Höhe (1896). Tab. V.

2/2	2/3 ohne Sp.	2/3 mit 2 Sp.	2/3 mit 3 Sp.	3/2	1/4 mit 1 Sp.	1/4 mit 2 Sp.	1/4 mit 3 Sp.	1/4 mit 4 Sp.	1/5 mit 3 Sp.	2/4 mit 2 Sp.	2/4 mit 3 Sp.	3/3	2/5	3/4	Anomalien sonstiger Art	4-, 5-, 6-, 8-zähl. Pelorien	Zygomorphe Anomalien
25	2	7	3	1		27	1	1	1	3	1				12	36	83
12		17	1	2	1	15			2	5	1				4	22	61
26	2	15		4	1	23	2	1	2	5	1	1		1	8	19	87
37	3	9	1	1		41	2			4					11	24	103
18	1	10	1	1		23	1		2	2			2		9	22	67
118	8	58	6	9	2	129	6	2	7	19	3	1	2	1	44	123	401
7,83	0,53	3,85	0,39	0,59	0,13	8,56	0,39	0,13	0,46	1,26	0,20	0,06	0,13	0,06	2,92	8,18	26,67

Eberhard-Höhe (1894). Tab. VI.

3/1 ohne Sp.	2/2	2/3 mit 2 Sp.	2/3 mit 3 Sp.	3/2 ohne Sp.	1/4 mit 2 Sp.	1/5 mit 3 Sp.	1/5 mit 5 Sp.	2/4 mit 2 Sp.	Anomalien sonstiger Art
1	13	14	7	2	62	2	2	11	4

Zusammenstellung aller

Summe aller Blüthen	Normale Blüthen	Anomalien im Ganzen	Pelorien 2- bis 9zählige	Zygomorphe Anomalien	2zählige Pelorien	3zählige Pelorien	4zählige Pelorien	5zählige Pelorien	6zählige Pelorien	7zählige Pelorien	8zählige Pelorien	9zählige Pelorien	Gespaltene Pelorien	$\frac{1}{2}$	$\frac{2}{1}$	$\frac{1}{3}$ mit 1 Sp.	$\frac{1}{3}$ mit 2 Sp.	$\frac{1}{3}$ mit 3 Sp.
61 736	59 224	2512	912	1446	1	2	48	810	52	2	1	1	46	2	2	26	12	7
	959,32	40,68	14,77	23,42	0,016	0,032	0,69	13,12	0,84	0,032	0,016	0,016	0,74	0,032	0,032	0,42	0,19	0,11

Reihenfolge der Blüthenformen

Normale Blüthen	$\frac{1}{4}$ mit 2 Sp.	5zählige Pelorien	$\frac{2}{2}$	$\frac{2}{3}$ mit 2 Sp.	$\frac{2}{4}$ mit 2 Sp.	$\frac{1}{5}$ mit 3 Sp.	6zählige Pelorien	4zählige Pelorien	$\frac{1}{4}$ mit 3 Sp.	$\frac{1}{3}$ mit 1 Sp.	$\frac{2}{3}$ mit 3 Sp.	$\frac{1}{3}$ mit 2 Sp.	$\frac{2}{3}$ ohne Sp.	$\frac{3}{2}$	$\frac{1}{3}$ mit 3 Sp.	$\frac{2}{5}$	$\frac{2}{4}$ mit 3 Sp.
59 224	811	810	195	143	95	63	52	48	31	26	15	12	11	11	7	5	3
959,32	13,13	13,12	3,15	2,31	1,53	1,02	0,84	0,69	0,50	0,42	0,24	0,19	0,17	0,17	0,11	0,082	0,048

---

1. Berechnung des wahrscheinlichen Fehlers zu Tab. I.

42,69	30,86	32,42	34,85	33,41	27,61	21,43	19,01

31,25

19,01	21,43	27,61	30,86	32,42	33,41	34,85	42,69
12,24	9,82	3,64	0,39	1,17	2,16	3,60	11,44
149,8176	96,4324	13,2496	0,1521	1,3689	4,6656	12,9600	130,8736

Summe der Fehlerquadrate = 409,5198

Mittleres Fehlerquadrat qq = 51,1899

q = ± 7,154

Wahrscheinlicher Fehler w = ± 7,154 · 0,6745

= ± 4,825363.

2. Berechnung des wahrscheinlichen Fehlers bei der Zahl der 5zähligen Pelorien auf Tab. I.

14,77	14,48	9,31	9,61	9,84	11,04	10,209	6,68

10,95

6,68	9,31	9,61	9,84	10,21	11,04	14,48	14,77
4,27	1,64	1,34	1,11	0,74	0,09	3,53	3,82
18,2329	2,6896	1,7956	1,2321	0,5476	0,081	12,4609	14,5924

Summe der Fehlerquadrate = 51,4592

Mittleres Fehlerquadrat qq = 6,4324

q = ± 2,5362

Wahrscheinlicher Fehler w = ± 2,5362 · 0,6745

= ± 1,70066.

beobachteten Blüthenformen. Tab. VII.

2/3	1/4 mit 1 Sp.	1/4 mit 2 Sp.	1/4 mit 3 Sp.	1/4 mit 4 Sp.	2/3 ohne Sp.	2/3 mit 2 Sp.	2/3 mit 3 Sp.	3/2	1/5 mit 1 Sp.	1/5 mit 3 Sp.	1/5 mit 4 Sp.	2/4 mit 1 Sp.	2/4 mit 2 Sp.	2/4 mit 3 Sp.	3/3 mit 1 Sp.	2/5	3/4	2/6	Anomalien sonstiger Art
195	2	811	31	2	11	143	15	11	2	63	2	1	95	3	3	5	2	1	107
3,15	0,032	13,13	0,50	0,032	0,17	2,31	0,24	0,17	0,032	1,02	0,032	0,016	1,53	0,048	0,048	0,082	0,032	0,016	1,73

nach abnehmender Zahl. Tab. VIII.

3/3 mit 1 Sp.	3/4	1/4 mit 1 Sp.	1/4 mit 4 Sp.	1/5 mit 1 Sp.	1/5 mit 4 Sp.	3 zählige Pelorien	7 zählige Pelorien	2/1	1/3	2/6	2/4 mit 1 Sp.	8 zählige Pelorien	9 zählige Pelorien	2 zählige Pelorien	Gespaltene Pelorien
3	2	2	2	2	2	2	2	2·	2	1	1	1	1	1	46
0,048	0,032	0,032	0,032	0,032	0,032	0,032	0,032	0,032	0,032	0,016	0,016	0,016	0,016	0,016	0,74

---

3. Berechnung des wahrscheinlichen Fehlers bei der Zahl der Blüthen mit $\frac{1}{4}$ und 2 Spornen auf Tab. I.

18,39	11,43	13,14	16,02	8,79	10,25	6,63	6,68
					11,84		
6,63	6,68	8,79	10,25	11,43	13,14	16,02	18,39
5,21	5,16	3,05	1,59	0,41	1,30	4,18	6,55
27,1441	26,6256	9,3025	2,5281	0,1681	1,6900	17,4724	42,9025

Summe der Fehlerquadrate = 127,8333
Mittleres Fehlerquadrat qq = 15,9791
q = ± 3,99039
Wahrscheinlicher Fehler w = ± 3,99039 . 0,6745
= ± 2,691518.

4. Berechnung des wahrscheinlichen Fehlers zu Tab. V.

41,34	31,37	42,63	40,18	35,76
	38,89			
31,37	35,76	40,18	41,34	42,63
7,02	2,63	1,79	2,95	4,24
49,2804	6,9169	3,2041	8,7025	17,9776

Summe der Fehlerquadrate = 86,0815
Mittleres Fehlerquadrat qq = 17,2163
q = ± 4,1492
Wahrscheinlicher Fehler w = ± 4,1492 · 0,6745
= ± 2,79863.

5. Berechnung des wahrscheinlichen Fehlers zu Tab. III.

70,34	51,56	70,69	44,69	42,44	58,40	78,30	70,72
		57,21					
42,44	44,69	51,21	58,40	70,34	70,69	70,72	78,30
14,77	12,52	6,0	1,19	13,13	13,48	13,51	21,9
218,1529	156,7540	36,0	1,4161	172,3969	181,7104	182,5201	479,61

Summe der Fehlerquadrate = 1428,5568

Mittleres Fehlerquadrat qq = 178,5696

q = ± 13,3629

Wahrscheinlicher Fehler w = ± 13,3629 · 0,6745

= ± 9,003343.

6. Berechnung des wahrscheinlichen Fehlers bei der Zahl der 5zähligen Pelorien auf Tab. III.

24,71	16,28	18,44	18,14	18,23	13,47	17,25	22,89
		17,96					
13,47	16,28	17,25	18,14	18,23	18,44	22,89	24,71
4,49	1,68	0,71	0,18	0,27	0,48	4,93	6,75
20,1601	2,8224	0,5041	0,0324	0,0729	0,2304	24,3049	45,5625

Summe der Fehlerquadrate = 93,6897

Mittleres Fehlerquadrat qq = 11,7112

q = ± 3,4226

Wahrscheinlicher Fehler w = ± 3,4226 · 0,6745

= ± 2,308543.

Figuren-Erklärung.

Tafel XIV (Kurven-Tafel).

Die unteren Zahlenreihen von 1—9, 2—8 und 1—9 gaben die Zahl der Blumenblätter, die Zahlen rechts von 1—1000 die Summen an, die zu den einzelnen Blüthenzahlen gehören.

Kurve I führt ein Bild der Verbreitung aller Blüthenzahlen, ohne Rücksicht auf die Plastik, vor Augen; Kurve II zeigt die Häufigkeit der zygomorphen Blüthen, Kurve III die der Pelorien.

Die von den Kurven umschriebenen Flächen stellen ungefähr die Grösse der Integrale vor, die den Zahlen entsprechen. Es wurde anfangs versucht, diese Integrale genauer durch Rechtecke zu veranschaulichen; da aber die den äusseren Gliedern der Reihen zukommenden Rechtecke sich ihrer Kleinheit wegen kaum zeichnen liessen, so wurde auf den Versuch verzichtet. Aus demselben Grunde unterblieb auch die Wiedergabe einer schon ausgeführten Galton'schen Verbreitungs-Kurve.

Inhalt
des vorliegenden 3. Heftes, Band XXXI.

Die pflanzlichen Zellhäute.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel XV und XVI.

Unsere gemeinsamen, im Bonner Institut unternommenen Arbeiten haben im Laufe der letzten Jahre unzählige Bilder sich theilender Zellen an meinen Augen vorbeigeführt. Galt auch die Untersuchung vornehmlich den Theilungsvorgängen, so konnte ich doch nicht umhin, der an die Zelltheilung anschliessenden Membranbildung einige Aufmerksamkeit zu widmen. Es wurde mir bald klar, dass an so zarten Schnitten, wie sie mir jetzt vorlagen, und einer Färbung, welche die Theile weit schärfer gegeneinander hervortreten liess, Manches auch über Anlage und Wachsthum der Zellhaut sich leichter und sicherer würde verfolgen lassen, als dies früher möglich war. Das bestimmte mich, meine Zellhaut-Studien noch einmal aufzunehmen. Massgebend für diesen Entschluss war auch der Umstand, dass seit dem Erscheinen meiner Membran-Untersuchungen manche neue Thatsache durch fremde Arbeit gefördert worden ist, manche meiner Angaben eine Ergänzung oder Richtigstellung erfuhren. Da meine Kenntniss des Zellkörpers sich seitdem auch nicht unwesentlich erweitert hat, so trat ich überhaupt mit einer anderen Fragestellung an die Aufgabe heran und konnte so auf neue Ergebnisse hoffen.

Vor Allem waren es die Vorgänge der Scheidewandbildung, die sich mir an den Präparaten, welche ich auf Zelltheilung studirte, mit einer zuvor unerreichten Klarheit darboten. Wie anders sahen diese Bilder jetzt aus als vor 23 Jahren, als ich an ähnlichen Objecten für die beobachtete Erscheinung die Bezeichnung „Zellplatte“ vorschlug[1]). Und doch war es damals auch schon

---

1) Ueber Zellbildung und Zelltheilung, 1875, p. 30.

ein Fortschritt, dass ich mit Alkohol fixirte Objecte für die Untersuchung benutzte, auch einige schüchterne Färbungsversuche schon vornahm. Dass das eine Neuerung war, die bei Manchen Bedenken erweckte, ging aus einer Discussion hervor, die 1877 auf dem internationalen botanischen Congress in Amsterdam stattfand[1]). De Bary, Treub und Giard nahmen dort meine Präparate in Schutz gegen diejenigen, welche meinten, dass es sich um Artefacte handle, welche die Einwirkung des Alkohols erzeugt habe.

Die Entwickelungsgeschichte der Zellplatte dürfte jetzt wohl im Wesentlichen klar liegen, und sich nur schwerlich daran zweifeln lassen, dass sie einer äquatorialen Anschwellung der Verbindungsfäden ihre Entstehung verdankt. Immerhin studirte ich nochmals den Vorgang eingehend an zahlreichen Präparaten der Pollenmutterzellen von *Lilium*-Arten, von *Alstroemeria chilensis* und von *Larix europaea*, der Sporenmutterzellen von *Psilotum triquetrum* sowie der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* und von *Pteris cretica*. Diese Objecte waren nach der im Bonner botanischen Institut üblichen Methode mit Flemming'scher Lösung fixirt, nach Paraffineinbettung in 5 Tausendstel-Millimeter dicke Schnitte zerlegt und mit Safranin-Gentianaviolett-Orange G. tingirt[2]). Bei gelungener Tinction zeigten die Schnitte, besonders diejenigen der Pollenmutterzellen, die Verbindungsfäden violett, das übrige Cytoplasma braun gefärbt. Während sich die Verbindungsfäden von den beiden Tochterkernen trennen und auf den Aequator zurückziehen, werden sie entsprechend dicker. Ihre Violettfärbung gelingt dann am besten. Bald nimmt ihre Zahl zu. Ich habe viel Mühe darauf verwendet, den Ursprung der neu hinzukommenden Verbindungsfäden zu ermitteln und glaube, dass meine früher schon gehegte Vermuthung richtig war, dass sie sich durch Längsspaltung vermehren. Man bleibt freilich auf indirecte Schlussfolgerungen angewiesen, da die unmittelbare Beobachtung des Spaltungsvorgangs am lebenden Objecte unmöglich ist. Andererseits sind auch die Bilder, welche den Spaltungsvorgang im fixirten Zustande vorzuführen scheinen, nicht so überzeugend, wie sie es für die Längsspaltung der Chromosomen zu sein pflegen. Die einzelnen Verbindungsfäden sind eben nicht hinlänglich gesondert, um eine sichere Entscheidung zu gestatten. Selbst dort, wo

1) Actes du Congrès intern. des Botanistes etc. tenu à Amsterdam en 1877, Leyde 1879, p. 149 ff.

2) Vergl. Botanisches Practicum, III. Aufl., 1897, p. 60.

zwei besonders stark einander genäherte Fäden genau parallel laufen oder mit ihren Enden gar verschmolzen sind, liefert dieses Verhalten nicht einen unumstösslichen Beweis ihrer genetischen Zusammengehörigkeit. Denn es könnte ja diese paarweise Annäherung und dieser parallele Verlauf nur ein zufälliger sein und die Verbindung an den Enden nicht eine beginnende Trennung, sondern eine Verschmelzung bedeuten. Berücksichtigt man bei alledem den Umstand, dass die Zahl der Fäden rasch zunimmt, dass diese Fäden mit fortschreitender Ausbreitung der Zellplatte an Dicke abnehmen und viel dichter zu stehen kommen, so dürfte das immerhin für eine Vermehrung dieser Fäden durch Längsspaltung sprechen. In diesem Sinne möchte ich solche Bilder deuten, wie sie in einem concreten Falle durch meine Fig. 1, Taf. XV vorgeführt werden.

In den Pollenmutterzellen von *Lilium* und *Alstroemeria* pflegt die Bildung der Zellplatte frühzeitig zu beginnen, schon zu einer Zeit, in welcher der Complex der Verbindungsfäden noch wenig ausgedehnt erscheint, die einzelnen Verbindungsfäden noch verhältnissmässig dick sind und ziemlich weit auseinander stehen [Fig. 2][1]). Da lässt sich nicht nur ganz sicher feststellen, dass die Elemente der Zellplatte als eine äquatoriale Anschwellung der Verbindungsfäden auftreten, sondern auch, dass sie sich genau ebenso wie der übrige Verbindungsfaden färben. Die Elemente der Zellplatte beginnen sehr bald zu einer continuirlichen Lamelle zu verschmelzen und da lässt sich bei grösserem seitlichen Abstand der Verbindungsfäden ebenfalls bestimmt ermitteln, dass die Verschmelzung mit Hilfe der nämlichen Substanz vollzogen wird, aus der die Zellplattenelemente selbst bestehen. Es bilden sich seitliche Verbindungen zwischen den Zellplattenelementen aus und führen schliesslich zu ihrer völligen Vereinigung. In der so erzeugten Lamelle sind die einzelnen stäbchenförmigen Elemente der Zellplatte zunächst noch deutlich zu unterscheiden, später nehmen sie an Höhe ab und werden rasch unkenntlich. Eine Ausnahme von diesem Verhalten bieten vorübergehend die Pollenmutterzellen von *Psilotum triquetrum*, bei welchen die stäbchenförmigen Elemente der Zellplatte selbst nach vollendeter Scheidewandbildung in den Hautschichten der Tochterzellen eine Zeit lang noch zu erkennen sind. Die Verbindungsfäden von *Psilotum* zeichnen sich zuvor schon dadurch aus, dass sie auch in dem fertiggestellten

1) Vergl. auch die Fig. 21, Taf. IV bei Mottier. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, 1897.

Verbindungsfadencomplexe verhältnissmässig dick bleiben und demgemäss auch verhältnissmässig dicken Zellplattenelementen den Ursprung geben. Der ganze Complex der Verbindungsfäden, bei sehr gleichmässiger, verhältnissmässig geringer Länge der einzelnen Fäden, erscheint in den fixirten Präparaten wie eine starke lichtbrechende Scheibe; die relativ bedeutendere Dicke der Zellplattenelemente bedingt dann ihre längere Unterscheidbarkeit.

Auch in denjenigen Präparaten von Pollenmutterzellen, welche die Verbindungsfäden zunächst schön violett gefärbt zeigen, nimmt ihre Fähigkeit, sich so zu färben, in dem Maasse ab, als die Ausbildung des Zellplattencomplexes fortschreitet. Die Färbung der Verbindungsfäden tönt sich nun in allen Zwischenstufen von Violett zu Braun ab und schliesslich ist ihre Färbung kaum mehr von derjenigen des übrigen Cytoplasma verschieden. Die nämliche Wandelung macht zugleich die aus der Verschmelzung der Zellplattenelemente erzeugte cytoplasmatische Lamelle durch.

Dass diese Lamelle eine Hautschicht ist, darüber lassen so zarte Schnitte, wie sie jetzt zur Beobachtung vorliegen, keinen Zweifel mehr bestehen.

Seinerzeit glaubte ich des Weiteren annehmen zu müssen, dass diese Hautschicht sich direct in die neue Scheidewand verwandelt. So sah es in der That in optischer Durchschnittsansicht aus, wird jetzt aber durch die zarten Schnitte ausgeschlossen. Diese zeigen vielmehr ganz bestimmt, dass die aus der Zellplatte hervorgegangene Hautschicht sich spaltet, die abschliessenden Hautschichten an der Theilungsstelle für die beiden Schwesterzellen schafft, eine Scheidewand aus Zellhautstoff sich aber in der Spaltungsfläche bildet (Fig. 4—8, Taf. XV).

An dem Vorgang, wie ich ihn eben schilderte, lässt sich nicht zweifeln, eine andere Frage ist die, ob eine Mittellamelle der Mutterhautschicht in eine Zellhaut sich verwandelt und dadurch die Trennung der beiden Schwesterhautschichten bedingt wird, oder ob eine Ausscheidung von Zellhautstoff in die Spaltungsfläche den Spaltungsvorgang der Mutterhautschicht in die beiden Tochterschichten begleitet. Bei Annahme der ersten Möglichkeit könnte ich meine jetzigen Beobachtungen in Einklang mit meinen früheren Angaben bringen, doch das, was mir meine Präparate jetzt zeigen, zwingt mich, von meiner früheren Auffassung abzugehen. Allem Anscheine nach schnüren sich die stäbchenförmigen Elemente, aus deren seitlicher Vereinigung die Hautschicht hervorging, in mittlerer

Länge durch. Verfolgt man auf besonders dünnen Schnitten den Vorgang der Spaltung, der meist nicht völlig gleichzeitig in der ganzen Ausdehnung der Zellplatte erfolgt, so sieht man nicht selten einzelne noch deutlich unterscheidbare Plattenelemente in ihrer Mitte in einen äusserst feinen Faden ausgezogen. Ich hatte diese Erscheinung vor einiger Zeit schon an den Zellplatten in den Oogonien von *Fucus* gesehen[1]), wollte sie aber nicht verwerthen, bevor eine grössere Anzahl von Beobachtungen sie stützte. Bei *Fucus* war diese Erscheinung sogar besonders auffallend, und wäre der Vergleich dieses Objectes für etwaige Nachprüfung zu empfehlen. Ich sprach damals auch schon die Vermuthung aus, dass jene feinen Fäden, die zwischen den sich theilenden Zellplattenelementen ausgespannt wurden, sehr wohl bestehen bleiben könnten, um innerhalb der Zellhaut die Verbindung zwischen den angrenzenden Hautschichten zu unterhalten. Auch heute möchte ich auf diese Möglichkeit hinweisen, ohne Beweise für dieselbe beibringen zu können.

Eine Thatsache, die sich annähernd sicherstellen lässt und die auch dafür zeugt, dass die Scheidewand zwischen den beiden Tochterhautschichten ausgeschieden wird, ist, dass die beiden Tochterhautschichten zusammengenommen ebenso dick wie zuvor die Mutterhautschicht sind (Fig. 4—8, Taf. XV). Würde eine mittlere Lamelle der Mutterhautschicht in Zellhaut übergehen, so müsste sich das durch eine verringerte Dicke der Tochterhautschichten kenntlich machen.

Auch die keilförmige Erweiterung, welche die auftretende Scheidewand in den meisten Sporen- und Pollenmutterzellen an ihrer Ansatzstelle zeigt, spricht gegen eine directe Umwandelung der Zellplatte in Zellhautstoff. Sonst wäre ja zu erwarten, dass die Zellplatte im Umkreise an ihrem Rande eine grössere Stärke besitze. Thatsächlich ist aber nur als häufige, aber durchaus nicht constante Erscheinung, eine grössere Dicke der Verbindungsfäden an dem Rande des Verbindungsfadencomplexes zu constatiren. Diese grössere Fadendicke tritt dem Beobachter ausserdem schon auf früheren Stadien entgegen, bevor der Fadencomplex die ganze Mutterzelle durchquert. Sie ist nur eine Eigenheit seines Randes, dadurch bedingt, dass dieser Rand an der Ausbreitung des Fadencomplexes besonders betheiligt ist und die Verbindungsfäden dort

1) Kerntheilung und Befruchtung bei *Fucus* (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, p. 359) und Ueber Cytoplasmastructur, Kern- und Zelltheilung (daselbst, p. 386).

in Vermehrung begriffen bleiben. So erhält sich der Zustand meist auch, nachdem die Seitenwandung der Mutterzelle erreicht ist. Es überdauert dann jene grössere Fadendicke des Randes eventuell auch die Bildung des keilförmigen Diaphragmas, mit welchem die Bildung der Scheidewand eingeleitet wird (Fig. 4, 5, Taf. XV). Nicht selten kommt es auch vor, dass in derselben Pollenmutterzelle an dem einen Rande des Schnittes die Verbindungsfäden auffallend dick sind, während sie an dem andern Rande sich von den weiter nach innen folgenden nicht unterscheiden.

Ein tieferer Einblick in das Wesen der Protoplasten musste auch von einer ganz anderen Seite her mir die Frage aufwerfen, ob die von mir selbst und von Andern angenommene Umwandlung der Hautschicht in Zellhaut wohl richtig sein könne. Solange in der Hautschicht der Protoplasten nur dessen verdichtete Oberfläche erblickt wurde, stand dem nichts im Wege dass sie sich in Zellhautlamellen verwandele, um dauernd durch eine neue Hautschicht ersetzt zu werden. Unsere im hiesigen Institut durchgeführten Zellstudien zeigten nun aber, dass die Hautschicht ihren Ursprung in ganz bestimmten Bestandtheilen des Cytoplasma findet, ihr Ersatz somit wohl nicht ohne Weiteres sich vollziehen könne.

Da dieser Gesichtspunkt eine principielle Bedeutung für die uns hier beschäftigenden Fragen gewonnen hat, so müssen wir ihn eingehend berücksichtigen.

Auf Grund der ausgedehnten Studien, die von meinen Mitarbeitern und von mir über Zelltheilung angestellt worden sind, gelangte ich dahin, immer bestimmter zwei Bestandtheile im Cytoplasma einander gegenüber zu stellen: ein Cytoplasma, das in die Vorgänge der Kern- und Zelltheilung activ eingreift und ein solches, das sich bei diesen Vorgängen passiv verhält. Das erste Cytoplasma entspricht im Wesentlichen dem Archiplasma von Boveri, doch da ich seine Wirkungssphäre weiter auszudehnen mich veranlasst sah, so habe ich für dasselbe, in so erweiterter Fassung, auch einen neuen Namen, den Namen Kinoplasma vorgeschlagen. Von diesem durch seine formative Thätigkeit gekennzeichneten Cytoplasma sonderte ich das übrige, durch seinen Körnchenreichthum und seine metaplasmatischen Einschlüsse ausgezeichnete, als Nährplasma oder Trophoplasma ab. Mit Recht wirft mir nun Pfeffer in der neuen Auflage seiner Physiologie vor[1]), dass ich bei

1) Bd. I, p. 41.

dieser Namengebung von dem Princip, dem ich sonst huldige, und das er ebenfalls vertritt, abgewichen sei und physiologische Bezeichnungen wählte, wo nur eine morphologische Nomenclatur geboten sei. Diese anzuwenden, empfehle sich in diesem Falle um so mehr, da die den unterschiedenen cytoplasmatischen Theilen beigelegten Thätigkeiten nur supponirt wären, ihr Gegensatz die cytoplasmatischen Functionen auch keinenfalls erschöpfe. Der Pfeffer'sche Einwand ist durchaus berechtigt, ich selber war mir bei der Namengebung bewusst, von den mich sonst leitenden Principien abzuweichen, allein es fehlten mir zur Zeit die Anknüpfungspunkte für eine morphologische Unterscheidung, während ich über die physiologische Verschiedenheit mir wenigstens eine plausible Vorstellung bilden konnte. Da die von mir vorgeschlagenen Bezeichnungen inzwischen eine ziemliche Verbreitung fanden, so möchte ich sie nicht ganz fallen lassen. Auch scheinen sie mir bei unserer jetzigen Kenntniss vom Zellenleben immerhin noch brauchbar zu sein; andererseits kann ich jetzt auch morphologische Bezeichnungen vorschlagen, die sich vielleicht neben den physiologischen zum Gebrauch empfehlen würden. Denn unsere Arbeiten haben seitdem gezeigt, dass das Kinoplasma durch Fadenstructur, die es zum Mindesten in activem Zustande aufweist, sich auszeichnet, dass dem Trophoplasma dagegen Wabenbau zukommt. Daher ich im Anschluss an bereits benutzte Ausdrücke filares und alveolares Cytoplasma, in der Verkürzung Filar- und Alveolarplasma unterscheiden möchte. Für den Wabenbau des gesammten Protoplasma tritt bekanntlich Bütschli ein, während Flemming die „Fadengerüstlehre" für dasselbe annimmt. Der Wabentheorie hat sich neuerdings Unna genähert, doch lässt er für die Mehrzahl des Objectes aus durchbrochenen Waben einen schwammigen Bau hervorgehen, unterscheidet in diesem ausserdem noch Fadenstructuren als differenzirte Gebilde. Flemming suchte schon früher, und sucht auch jetzt wieder bei Besprechung der Unna'schen Arbeit, seine Ansichten mit denjenigen von Bütschli in Verbindung zu bringen[1]), indem er hervorhebt, dass in der von ihm als Interfilarmasse bezeichneten Substanz, eine feine Vacuolisirung, also ein

---

1) Ich begnüge mich hier, auf diesen letzten Aufsatz: Ueber den Bau der Bindegewebezellen und Bemerkungen über die Structur der Zellsubstanz im Allgemeinen (Zeitschr. f. Biologie, Bd. XXXIV, 1897, p. 471) hinzuweisen, wo die übrige Literatur nachzusehen ist.

Wabenbau möglich sei, in den Wänden dieses Fachwerkes aber völlig Platz für Fadenstructuren bleibe.

Meine Unterscheidung von filarem und alveolarem Cytoplasma stützt sich auf die während der Kern- und Zelltheilungsvorgänge in pflanzlichen Zellen beobachteten Structuren, also auf Zustände, welche das Filarplasma in Thätigkeit zeigen. In der ruhenden pflanzlichen Zelle tritt die alveolare Structur allein vor, von der filaren lässt sich nichts mehr unterscheiden. Man könnte daher annehmen, das Filarplasma habe im Ruhezustand auch alveolaren Bau angenommen, doch bleibt es auch möglich, dass, ähnlich wie es Flemming sich vorstellt, seine Fäden in den Wänden der Waben des Alveolarplasmas verlaufen. Da das Filarplasma im inactiven Zustande seine distincte Färbbarkeit, wenigstens mit den bisher angewendeten Farbstoffen, einbüsst, ausserdem ein gleiches Lichtbrechungsvermögen wie das Alveolarplasma besitzt, so muss in der That seine Unterscheidung in der ruhenden Zelle erschwert werden. Ein geradliniger Verlauf der Fäden nach bestimmten Orten, oder eine Gruppirung um bestimmte Centren, welche seine Erkennung erleichtern könnte, fällt dann ebenfalls fort.

Die während der Kern- und Zelltheilungsvorgänge sich abspielenden Vorgänge und ihr Ausklingen beim Uebergang zur Kern- und Zellruhe, erwecken auch wohl die Vorstellung, dass die Menge des Filarplasmas in der Zellruhe abnimmt[1]). Ich habe auf die Beziehungen früher hingewiesen, die mir zwischen den Nucleolen und dem Filarplasma zu bestehen scheinen, die besondere Färbbarkeit des Filarplasma im activen Zustande mit der Aufnahme von Nucleolarsubstanz in Verbindung zu bringen gesucht und halte daher auch für wahrscheinlich, dass mit dem Einziehen der Nucleolarsubstanz in die Tochterkerne, nach vollzogener Kern- und Zelltheilung, das Filarplasma in der That an Masse abnimmt. Das würde für die beiden als Filar- und Alveolarplasma unterschiedenen Bestandtheile des Cytoplasma, je nach dem Entwickelungszustande der Zelle, ein ähnliches Verhältniss wie zwischen dem Linin und dem Chromatin im Zellkern ergeben. Nachweislich nimmt ja das Chromatin während der Kerntheilung, das Linin während der Kernruhe zu, und beide wechseln so in ihrem Massenverhältniss.

Da das Filarplasma im Wabengerüst des Alveolarplasma

---

1) Vergl. hierzu und zum Folgenden meinen Aufsatz: Ueber Cytoplasmastructuren, Kern- und Zelltheilung. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, p. 377 u. s. w.

während der Zellruhe nicht sicher nachzuweisen ist, wird ein Fall um so werthvoller, in welchem es zur Sonderung der beiden Cytoplasmen während der Zellruhe kommt, und das Filarplasma seine Natur auch durch die ihm eigene Färbung verräth. Mottier[1]) hat vor Kurzem angegeben, dass in Schnitten durch reife Pollenkörner von *Lilium Martagon*, bei guter Safranin-Gentiana-Orange-Färbung, die halbmondförmige Cytoplasmamasse der generativen Zelle einen auffallenden Färbungscontrast gegen das Cytoplasma der vegetativen Pollenzelle aufweist. Das Cytoplasma der generativen Zelle erscheint schön violett, das Cytoplasma der vegetativen Zelle hellbräunlich tingirt. Die Färbung des Plasmaleibes der generativen Zelle verräth, schreibt Mottier, seine kinoplasmatische Natur. Das eingehende Studium eines Mottier'schen Präparates, das die geschilderten Färbungsverhältnisse in prägnanter Weise zeigt, lehrte mich ausserdem, dass in der generativen Zelle das Cytoplasma Fadenstructur, in der vegetativen Zelle Wabenstructur besitzt. Ich habe in Fig. 9, Taf. XV ein Stück der generativen Zelle mit dem sie umgebenden Cytoplasma der vegetativen Zelle zur Darstellung gebracht. Es unterliegt keinem Zweifel, dass in der generativen Zelle die Structur des Cytoplasma durch in Windungen verlaufende Fäden vertreten ist, während in der vegetativen Zelle ein sehr enges Wabenwerk vorliegt. — Dass die generative Zelle eines Pollenkornes mit Filarplasma ausgerüstet sei, das durch eine bestimmte Färbbarkeit seinen activen Zustand anzeigt, darf nicht überraschen. Denn mit einem Cytoplasma, das genau dieselbe Färbbarkeit aufweist, werden auch die pflanzlichen Spermatozoiden ausgestattet. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, dass die vorderen Windungen und Cilien der pflanzlichen Spermatozoiden aus diesem activen Cytoplasma bestehen, und es gelang jetzt auch Herrn Shaw im hiesigen Institut das am Aufbau der Farnspermatozoiden betheiligte Filarplasma bei Safranin-Gentianaviolett-Orange-Färbung genau in dem für actives Filarplasma bei diesem Färbungsverfahren charakteristischen Ton hervortreten zu lassen.

Nicht unerwähnt darf ich es lassen, dass in einer so eben veröffentlichten Mittheilung Martin Heidenhain in dem Cytoplasma der Kürbishaare schon im lebenden Zustande Waben und fibrilläre

---

1) Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXI, 1897, p. 146.

Bildungen erkennt. Ob freilich die von ihm beschriebenen Structuren den beiden von mir unterschiedenen Cytoplasmen zukommen, darf zunächst fraglich erscheinen[1]).

Bei der Zelltheilung gehen die Hautschichten aus dem Filarplasma hervor, und so ist es klar, dass die Gesammtheit der die Protoplasten umgebenden Hautschichten eines Zellgewebes ihren Ursprung dem Filarplasma danken muss. Beim Wachsthum der Zellen ist ein Wachsthum der Hautschichten durch Aneignung neuer Substanztheile anzunehmen. Dass die fertigen Hautschichten bei dem Safranin-Gentiana-Orange-Verfahren nicht mehr eine vom übrigen Cytoplasma abweichende Färbung annehmen, darf nicht auffallen, da die Fähigkeit der bevorzugten Violett-Färbung bei diesem Verfahren schon der farbigen Zellplatte verloren geht. — Auch wo in einer Zelle die Zellkerne sich zuerst frei vermehren und später simultane Scheidewandbildung folgt, vollzieht sich diese aus Zellplatten, die filarplasmatischer Natur sind. Wo aber freie Zellbildung erfolgen soll, es somit gilt, ohne Scheidewandbildung bestimmte Theile des Cytoplasma der Mutterzelle um die Tochterkerne abzugrenzen, da wird in besonderer Weise für die Anlage der specifischen Hautschicht gesorgt. Zum Mindesten hat Harper[2]) feststellen können, dass die Ascosporen von *Erysiphe* und *Peziza* von den kinoplasmatischen Ansammlungen aus an den Kernen mit einer Hautschicht umhüllt werden. Diese umwächst die abzugrenzende Anlage, durch ihre Violettfärbung im Gegensatz zum Braun des übrigen Cytoplasma, bei richtiger Safranin-Gentiana-Orange-Färbung, ihre Natur deutlich verrathend. Es ist zu erwarten, dass in anderen Fällen freier Zellbildung ähnliche Einrichtungen sich werden auffinden lassen, die zu dem nämlichen Ziele führen.

Sicher ist wohl unter allen Umständen, dass solche Vorgänge wie die für Ascosporen in Erinnerung gebrachten, unterbleiben würden, wenn die Hautschicht aus beliebigen Theilen des Cytoplasma durch einfache Verdichtung seiner Oberfläche entstehen könnte.

Solche Vorgänge, wie sie bei der Abgrenzung der Protoplasten sich abspielen, sind aber bei der Abgrenzung der Vacuolen niemals beobachtet worden.

---

1) Einiges über die sogenannten Protoplasmaströmungen. Sitzungsber. d. phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg, 1897. Sep.-Abdr., p. 13.

2) Kerntheilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, 1897, p. 249.

Das führt schon zu der Vorstellung, dass zwischen Vacuolenwand und Hautschicht der Protoplasten ein wesentlicher Unterschied besteht.

Zwar hat de Vries darauf hingewiesen, dass die Wand der Vacuole eine grosse Verwandtschaft zu der Hautschicht zeigt[1]), doch stützt sich sein Schluss vorwiegend auf die Beobachtung, dass beide „in ihrem Verhalten gegenüber plasmolytischen Reagentien bis in Einzelheiten genau übereinstimmen, im Tode starr sind, in hohem Grade für gelöste Stoffe permeabel, hyalin und oft nur schwach tingirbar“ [2]). Andererseits ergaben die de Vries'schen Versuche doch auch schon einen Differenzpunkt, nämlich die Thatsache, dass die Resistenz der Vacuolenwandung „durchweg eine etwas grössere ist“ als der übrigen Theile des Protoplasten[3]).

Meine histologischen Untersuchungen führten zu dem Ergebniss, dass die Uebereinstimmung zwischen Hautschicht und Vacuolenwandung im Wesentlichen auf ihre diosmotischen Eigenschaften beschränkt bleibt. Die de Vries'sche Auffassung der „Plasmahäute“ musste übrigens seiner Zeit als ein wesentlicher Fortschritt gelten, gegenüber den herrschenden rein physikalischen Deutungen, welche die Plasmahäute für Oberflächenhäutchen hielten, wie solche durch Oberflächenspannung an einer Flüssigkeit entstehen, oder welche sie für Niederschlagsmembranen erklärten. Ein tieferes Eindringen in das Wesen des Protoplasma hat diesen rein physikalischen Standpunkt beseitigt, und wenn auch in Pfeffer's neuer Auflage der Pflanzenphysiologie ein wesentlicher Unterschied zwischen Hautschicht und Vacuolenwand, so wie er hier begründet werden soll, noch nicht gemacht wird, so heisst es doch von diesen „Plasmahäuten, dass sie schwerlich nur der directe Ausdruck der natürlich unbedingt realisirten Oberflächenspannung“ seien, wenn auch diese bei ihrer Entstehung entscheidend mitwirke[4]). „Die Plasmahaut ist“ eben nach Pfeffer „ein lebendiges und vom Organismus abhängiges Organ, dessen sich der Protoplast zur Regelung des Verkehrs mit der Aussenwelt bedient“ [5]). Andererseits soll nach Pfeffer die Innenwand des Cytoplasma jederzeit befähigt sein, „an

1) Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVI, 1885, p. 508.

2) l. c., p. 512.

3) l. c., p. 539.

4) l. c., p. 93.

5) l. c., p. 87.

der Grenze und im Grenzdienst" die Formation und die Function der Plasmahaut zu übernehmen und diese daher nicht ein Organ sein, das analog wie der Zellkern immer nur von seinesgleichen abstammt. Damit wendet sich Pfeffer[1]) gegen de Vries und seine Schüler, welche eine solche Abstammung behaupten und die Wand der Vacuolen als besonderes Organ der Protoplasten auffassen.

Wie wir nunmehr wissen, wird die Hautschicht der Protoplasten bei jeder Zelltheilung durch Neubildung ergänzt. Denn als Neubildung müssen wir den Vorgang bezeichnen, wenn es auch nur ein bestimmter Bestandtheil des Cytoplasma ist, der die neue Hautschicht zu erzeugen vermag. Erst durch diesen Bildungsvorgang erhält die Hautschicht ihre Gestaltung, jenen Bau, der sie zu ihren specifischen Functionen befähigt. Die Vacuolen sind hingegen Producte des Alveolarplasma. Zu ihrer Bildung sind besondere Gestaltungsvorgänge nicht nothwendig, jede Wabe des Alveolarplasma vermag sich abzurunden, schärfer abzugrenzen und zur Vacuole heranzuwachsen. Die Vacuolen sind, wenn man somit will, keine Neubildung, da sie schon als Waben des Alveolarplasma vorgebildet waren, aber auch nicht besondere Organe des Protoplasma, da ihr Ursprung in dem allgemeinen Wabenbau des Alveolarplasma wurzelt.

Das hier eben Behauptete ist das Ergebniss sehr zahlreicher Beobachtungen, welche ich während meines Zelltheilungsstudiums anzustellen Gelegenheit hatte; ausserdem prüfte ich noch speciell auf diese Aufgabe hin eine Anzahl von Vegetationspunkten. Als ein besonders instructives Object aus der Zahl derjenigen, die ich untersuchte, möchte ich die Vegetationspunkte von *Chara* empfehlen. Herr Dębski stellte mir bereitwilligst zahlreiche seiner im hiesigen Institut angefertigten Präparate für das von mir beabsichtigte Studium zur Verfügung. Die Vegetationspunkte, um die es sich handelt, gehörten zu *Chara fragilis*, sie waren mit Flemming'scher Lösung fixirt, in Paraffin eingebettet und an Mikrotomschnitten mit Safranin-Gentiana-Orange gefärbt worden. Das Cytoplasma der Zellen dieser Vegetationspunkte bietet ausgeprägt schaumige Structur. In den ruhenden Zellen sind fadenförmige Differenzirungen nicht zu erkennen, doch sondern sich solche bei jedem Theilungsvorgang aus der Umgebung heraus. In dem Maasse als die Zellen älter werden, vergrössern sich die Waben

1) l. c., p. 92.

des Cytoplasma und sind dann leichter zu erkennen. Eine oder einige, meist in der Nähe des Zellkerns gelegene Waben, vergrössern sich und runden sich zugleich ab[1]). Meist beginnen alsbald an derselben Seite des Zellkerns gelegene Waben zu dominiren und drängen ihn in parietale Lage. Sie verschmelzen schliesslich zu einem einzigen Saftraum. Auch in der grossen, ausgewachsenen Internodialzelle verräth der cytoplasmatische Wandbeleg in entsprechend fixirtem Zustande deutlich alveolaren Bau. Von diesem ist an frischen Objecten, die ich zum Vergleich heranzog, nichts zu erkennen. Alles Cytoplasma befindet sich alsdann in Strömung, ausgenommen nur die Hautschicht. An dieser sind, wie die fixirten Präparate zeigen, die Chlorophyllkörner befestigt und daher auch unbeweglich. Entweder haften sie flach der Hautschicht an oder sie berühren sie nur mit einer schmalen Stelle, welche Anhaftung immerhin ausreicht, um sie in ihrer Lage zu erhalten.

Die fixirten Präparate zeigen deutlich, dass die Hautschichten der *Chara*-Zellen wesentlich stärker als die Vacuolenwände sind. Der Unterschied ist stets auffallend und somit durch die unmittelbare Beobachtung schon ersichtlich, dass diese Plasmawände nicht identisch sind. Besonders schön lässt sich diese Verschiedenheit constatiren, wo eine zarte, scharf herausgeschnittene Lamelle aus dem Wandbeleg der grossen Internodialzelle vorliegt. Nach aussen weist die Hautschicht bei tausendfacher Vergrösserung messbare Dicke auf, nach innen erscheint der Wandbeleg nur sehr zart gegen den Saftraum abgegrenzt. Freilich, das muss gleich hier zugefügt werden, kann es bei anderen Objecten auch Vacuolen geben mit weit stärkerer Wandung, denn die Dicke dieser Wandung richtet sich augenscheinlich nach den in der Umgebung herrschenden Bedingungen, vor Allem auch nach der Natur des Vacuoleninhalts.

Während die Saftvacuolen der *Chara* nur sehr zarte Wände besitzen, zeigen sich die Kernhöhlen bei dieser Pflanze von einer Wandung umgrenzt, deren Dicke dem Durchmesser der äusseren Hautschicht gleicht. Auch in dem Lichtbrechungsvermögen und der Färbung nach Safranin-Gentiana-Orange-Behandlung stimmen Hautschichten und Kernwandungen in den *Chara*-Zellen überein.

1) Die Angaben von F. Went, die sich auf die Vegetationskegel von Characeen beziehen (Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XIX, 1888, p. 307), stehen in Wirklichkeit kaum im Widerspruch mit meinen Angaben, da sie thatsächlich nur besagen, dass die Vacuolen der älteren Zellen aus vorgebildeten Hohlräumen der Scheitelzelle hervorgehen.

Thatsächlich war mir auch früher[1]) schon die Uebereinstimmung aufgefallen, welche vielfach die Kernwandung in ihrem Tinctionsvermögen mit dem Kinoplasma oder, wie ich jetzt sagen kann, dem Filarplasma zeigt. Bei den Beziehungen, welche zwischen dem Zellkern, den filarplasmatischen Spindelfasern und den Verbindungsfäden bestehen, kann es an filarplasmatischem Material für die Anlage der Kernwandung nicht fehlen und giebt Mottier auch thatsächlich für Pollenmutterzellen an: Es scheint, dass die Kernwandung aus den strahlenden Kinoplasmafasern gebildet wird[2]).

Keinesfalls ist anzunehmen, dass bei der Anlage der Zellplatte, bei ihrer Umwandlung in die Mutterhautschicht und bei der Spaltung dieser letzteren in die beiden Tochterhautschichten die Oberflächenspannung eine Rolle spielt. Andererseits muss sich diese Oberflächenspannung am Protoplasten ebenso gut wie an der Oberfläche jedes anderen zähflüssigen Körpers geltend machen, und sie bewirkt es, dass aus ihrer Zellhülle künstlich befreite, und ebenso auch dass plasmolysirte Protoplasmamassen der Kugelform zustreben. Diese Wirkung der Oberflächenspannung kommt auch ganz unmittelbar in den kugeligen Formen der Vacuolen zum Ausdruck. Das Wesen der Hautschicht liegt aber schlechterdings in ihrem besonderen Bau begründet. Dieser ist es auch, der ihre grössere Cohäsion bedingt und sie vermöge dieser befähigt, unbewegt zu verharren, auch wenn das übrige Cytoplasma sich in Bewegung befindet. Daher wir allen Grund haben, im Anschluss an Noll[3]), die Hautschicht für den specifischen Reizempfänger, im Besonderen für Richtungsreize am lebenden Protoplasten anzusehen. Für die Gestalt der Vacuolen ist zweifellos die Oberflächenspannung maassgebend, und es giebt sicher mit Zellsaft erfüllte Vacuolen, gegen welche das angrenzende Cytoplasma nur rein physikalisch durch Oberflächenspannung abgegrenzt ist. Es kann aber auch die Vacuole eine verstärkte Wand erhalten, wenn es ihr Inhalt verlangt. Unter allen Umständen umhüllt aber lebendiges Cytoplasma die Vacuole und regelt ihre diosmotischen Beziehungen zu der Umgebung.

Die specifische Bedeutung, welche die Hautschicht auf Grund

1) Kerntheilung und Befruchtung bei *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, p. 358.

2) Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, 1897, p. 191.

3) Naturwissenschaftl. Rundschau 1888, p. 41; Heterog. Induction, p. 52.

meiner histologischen Untersuchungen für mich gewann, musste schlechterdings die Vorstellungen beeinflussen, die ich mir über ihre Beziehung zu den entstehenden Zellhautlamellen gebildet hatte. Denn sollten diese Zellhautlamellen durch directe Umwandelung aus der Hautschicht hervorgehen, so hätte der Protoplast nach jeder Zellhautbildung für den Ersatz seiner Hautschicht zu sorgen. Da nun bei jedem Zelltheilungsvorgang ein complicirter filarplasmatischer Apparat in Bewegung gesetzt wird, um die Theilungsflächen mit Hautschicht zu versehen, und da nicht minder complicirte Erscheinungen sich einstellen, um nackte Protoplasten bei freier Zellbildung mit Hautschicht zu umhüllen, so müsste doch etwas von einem ähnlichen Vorgange sich auch bemerkbar machen, wenn es nach der Bildung neuer Zellhautlamellen die Hautschicht zu ersetzen gälte. — Eine erste, schwerwiegende Behauptung des directen Verbrauches der Hautschicht in der Zellhautbildung, mit welcher die Forschung weiterhin zu rechnen hatte, stammte bereits aus dem Jahre 1854 und rührte bekanntlich von Pringsheim her[1]). Pringsheim führte für seine Auffassung besonders an, dass Schwärmsporen im Augenblick, wenn sie sich festsetzen, oder kurz nachher, gar keinen „Primordialschlauch“ mehr besitzen, dagegen eine Zellstoffmembran zeigen. Innerhalb dieser zieht sich der Zellinhalt zusammen, ohne eine vollständig ihn umschliessende Grenzlinie aufzuweisen. Später, wenn die Wurzelverlängerung der keimenden Zoospore schon etwas grösser geworden wäre, sei die Ansammlung neuer Hautschicht wieder so weit fortgeschritten, dass sie membranartig erscheine[2]). In den Zellen der Oedogonien falle der Zustand der grössten Ansammlung der Hautschicht mit dem Zustand der grössten Inhaltsfüllung der Zelle zusammen; er gehe also unmittelbar der Theilung voraus. Nachdem die Theilung aber vorüber sei und die jungen Zellen sich ausgedehnt hätten, wäre in ihnen die Hautschicht ganz oder doch zum grössten Theile wieder verschwunden[3]). Die Annahme einer Secretion des Zellstoffes durch den Primordialschlauch an seiner äusseren Fläche erschien Pringsheim als eine nicht nur unnöthige, sondern sogar als eine falsche Hypothese[4]).

---

1) Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle, p. 45, 69 u. a.
2) l. c., p. 69, 70.
3) l. c., p. 45.
4) l. c., p. 72.

Dieser Auffassung trat freilich bereits 1855 v. Mohl entgegen[1]) und „leugnete auf das Bestimmteste“, dass an den Schwärmsporen von *Oedogonium* nach Bildung der Cellulosemembran der Primordialschlauch „zu einer gewissen Zeit fehle und durch einige Schleimfäden ersetzt sei“[2]).

Es galt jetzt auch mir, die alte Pringsheim'sche Angabe von Neuem zu prüfen, doch erschien es mir rathsam, ein anderes Object für die Beobachtung zu wählen, das die Leitung des Versuches mehr in die Gewalt des Beobachters bringt. Da lag es nahe, sich an *Vaucheria* zu wenden, an der ich schon 1876 an den Abschlussstellen künstlich angebrachter Wunden und an hervorgetretenen Plasmaballen die Membranbildung beobachtet hatte[3]). — Seitdem hat die nämliche Erscheinung eine viel vollkommenere Behandlung durch Klebs[4]) erfahren und ich eignete mir die von ihm befolgte Methode an, um zum gesteckten Ziele zu gelangen. Ich versetzte die als Untersuchungsflüssigkeit dienende 1procentige Rohrzuckerlösung mit 0,01 % Congoroth und konnte, wie Klebs, constatiren, dass die neugebildete Zellhaut in diesem Medium sofort rothe Färbung annimmt. Als Untersuchungsmaterial dienten üppige, auf feuchtem Boden erwachsene Rasen von *Vaucheria repens*[5]). Dieselben wurden in die hellrothe Zuckerlösung übertragen, mit scharfer Schere mehrfach durchschnitten und unter äusserst dünnen Deckgläsern beobachtet. Ich verfolgte die Membranbildung an den Wundrändern der Schläuche, an abgetrennten, in den Schläuchen zurückgebliebenen Plasmamassen, und an den in das umgebende Medium ausgetretenen Plasmaballen. Zur Plasmolyse dieser Gebilde diente 10procentige Kalisalpeterlösung. Da, wie Klebs schon fand, das Congoroth die Eigenschaften der entstehenden Zellhaut beeinflusst[6]), wurden auch Controlversuche in ungefärbter Zuckerlösung vorgenommen.

In Uebereinstimmung mit Klebs, sah ich an den Wundstellen der Schläuche die Membranbildung zuerst beginnen, die

1) Der Primordialschlauch. Botan. Zeitung 1855, Sp. 689.

2) l. c., Sp. 697.

3) Studien über das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaften, Bd. X, 1876, p. 415, 416.

4) Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuch. aus d. botan. Institut zu Tübingen, Bd. II, 1888, p. 489.

5) Zu dieser Bestimmung vergl. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896, p. 7.

6) l. c., p. 508.

Membran oft in deutlichen Spuren schon nach wenigen Minuten auftreten. Längere Zeit pflegt zu vergehen, bis dass auch die frei hervorgetretenen Plasmaballen einen rothen Saum erhalten, und viele dieser Ballen gehen überhaupt zu Grunde, ohne sich mit Zellhaut zu umhüllen. Oft sind solche Plasmaballen inhaltsreich und gross, das Ausbleiben der Zellhautbildung an ihnen daher auffällig. Klebs hat darzuthun gesucht, dass diese Verschiedenheiten des Verhaltens der einzelnen Plasmaballen bei der Zellhautbildung nicht mit dem Vorhandensein oder dem Mangel einer Hautschicht zusammenhängen könnten. Da diese Frage jetzt eine principielle Bedeutung für mich gewonnen hatte, so forschte ich ihr eingehend nach. In der That lässt sich nicht bezweifeln, dass viele Plasmaballen eine Zellhaut bilden, ungeachtet ihre Oberfläche kaum noch etwas von der ursprünglichen Hautschicht des Mutterschlauches aufweisen dürfte. Beobachtet man, in welcher Weise die Plasmaballen aus dem Innern der durchschnittenen Schläuche hervortreten, wie bedeutend sie ihre Oberfläche auszudehnen und demgemäss zu vergrössern vermögen, wie es sogar möglich ist, dass sie weiterhin einen Theil ihres Inhalts nochmals ausstossen und dieser sich dennoch mit Zellhaut umhüllt, so kommt man zu der Ueberzeugung, dass die organisirte Hautschicht, wie sie der Oberfläche von Protoplasten eigen ist, eine Bedingung der Zellhautbildung nicht sein könne. Der unmittelbaren Wahrnehmung nach dürfte die äussere Abgrenzung der befreiten Plasmaballen von nichts Anderem als von Hyaloplasma gebildet sein, aus derselben Grundsubstanz des Alveolarplasmas, die auch die Wabenwände und die Vacuolenhüllen bildet. Mit der physikalischen Oberflächenspannung, welche die Abrundung der Plasmaballen im umgebenden Medium bedingt, mögen aber vitale Vorgänge zusammenwirken, um den äusseren Abschluss eines solchen Plasmaballens zu vollziehen. Augenscheinlich konnten manche Plasmaballen nicht zu einer Individualisirung im umgebenden Medium gelangen, weil sie zuviel Chlorophyllkörner enthielten und ihre Hyaloplasmamasse nicht ausreichte, um allen diesen Inhalt mit einer gemeinsamen Hülle wirksam zu umschliessen. Solche Ballen gingen besonders rasch zu Grunde. Andere waren umhüllt, bildeten trotzdem eine Zellhaut nicht. Der Mangel einer Hautschicht konnte dies nicht bewirken, da, wie wir eben sahen, auch solche Plasmaballen eine Zellhaut zu bilden vermögen, an welchen eine wirkliche Hautschicht sicher fehlt und nur eine hyaloplasmatische Umhüllung vorhanden

ist. Da lag es nahe, ein Fehlen der Zellkerne oder vielleicht auch nur einen Mangel an denselben anzunehmen. Es steht ja jetzt fest, dass ohne Betheiligung des Zellkerns eine Zellhautbildung nicht möglich ist. Seit dem Erscheinen der Townsend'schen Arbeit[1]) sind wohl auch die letzten Zweifel an dieser von Klebs[2]) zuerst festgestellten Thatsache geschwunden. Die von Klebs seiner Zeit an anderen Objecten durchgeführten Versuche waren für die hier in Betracht kommenden Fragen auch bereits dadurch belehrend, dass sie zeigten, dass an den kernlosen Stücken der durch plasmolytische Contraction in zwei oder mehr Theile zerlegten einkernigen Zellen die Zellhautbildung unterbleibt, ungeachtet diese Theile von ihrer ursprünglichen Hautschicht umhüllt sind. Ob in den membranlos bleibenden Plasmaballen der *Vaucheria* ein jeder Zellkern, oder nur die nöthige Zahl der Zellkerne fehlt, lässt sich aber, wie das auch Klebs[3]) schon hervorgehoben hat, bei der Kleinheit der Zellkerne im Einzelfalle nicht entscheiden.

Aus den Beobachtungen, über die wir soeben berichtet haben, geht wohl sicher hervor, dass die Anwesenheit jener organisirten Plasmaschicht, die wir allein nur noch als Hautschicht bezeichnen, zur Zellhautbildung nicht nothwendig ist; es kann die Zellhautbildung vielmehr auch an Plasmamassen erfolgen, die nur durch Hyaloplasma abgegrenzt sind. Damit wäre auch für den in Betracht kommenden Fall entschieden, dass es nicht die Hautschicht sein könne, die sich in Zellhautlamellen verwandelt. Doch bleibt weiter zu prüfen, ob es nicht die äussere Schicht des Cytoplasma hier sei, die diese Umwandlung erfahre. Alsdann bliebe es ja immerhin noch denkbar, dass zwar für gewöhnlich die Hautschicht in die Zellhautlamellen übergehe, im Falle der Noth das Hyaloplasma in dieser Function aber zu ersetzen vermöge. Klebs konnte über die Frage, ob an den *Vaucheria*-Protoplasten die Zellhaut durch Ausscheidung oder durch Umbildung entstehe, nicht zum sicheren Schlusse kommen[4]). Es gelang ihm zwar niemals durch Plasmolyse, von den Plasmaballen ein Häutchen zu trennen, das sich nicht mit Congoroth färbte, sich somit wie ein Plasmahäutchen verhielt, doch traten

1) Der Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX, 1897, p. 484.

2) Ueber das Wachsthum plasmolysirter Zellen. Tagebl. der 59. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte in Berlin, 1886, p. 194.

3) l. c., p. 552.

4) l. c., p. 509.

ihm anderweit auch Erscheinungen entgegen, die für eine directe Umbildung des Cytoplasma in Membranstoff sprachen. Er sah nämlich plasmatische Stränge, welche grössere plasmatische Theilstücke verbanden, vollständig in Zellhaut sich umwandeln. „Dieses Verhalten," schreibt Klebs, „spricht in der That sehr für die Umbildungshypothese, wenn auch die Möglichkeit zuzugeben ist, dass von den beiden Theilstücken die Zellhautsubstanz an die Verbindungsstränge hinbefördert und hier abgeschieden worden ist, während diese nachher selbst eingezogen wurden"[1]).

Diese Aeusserungen von Klebs kennzeichnen treffend die Schwierigkeiten, gegen welche die Beobachtung auf diesen Gebieten anzukämpfen hat. Abgesehen von Hindernissen, welche sich hier der directen Untersuchung oft in den Weg stellen, wird der Beobachter, der ein grösseres Gebiet überschaut, in seinem Urtheil auch von den Ergebnissen beeinflusst, welche er an anderen Objecten gewonnen hat oder zu gewinnen meinte. Da mag denn wohl Derjenige, der sich auf die Beobachtung eines einzelnen Objectes einzuschränken vermochte, oft unbefangener urtheilen, unter Umständen sogar das Richtige treffen; durchschlagend wird aber sein Urtheil, wenn es sich nicht auf ein weiteres Erfahrungsgebiet stützen kann, schwerlich wirken. So kommt es, dass trotz mancher in letzten Zeiten veröffentlichten Beobachtungen über Bildung der Zellhäute durch Ausscheidung, ein unparteiischer Berichterstatter wie Haberlandt[2]) sich für die Entstehung der Zellhaut durch Umwandlung der Hautschicht entscheiden konnte. Den Beobachtungen über Ausscheidung standen eben jene gegenüber, in welchen eine directe Umwandlung nicht abzuleugnen war und welche Diejenigen, die sie kannten, in zweifelhaften Fällen bestimmten, directe Umwandlung auch dort anzunehmen, wo thatsächlich Ausscheidung im Spiele war.

Bei der Neubildung der Zellhaut an Wundstellen und um entleerte Plasmamassen von *Vaucheria* findet in Wirklichkeit Ausscheidung statt.

Die Beobachtungen von Klebs sind in allen Punkten richtig und eigentlich schon für die Ausscheidung maassgebend, denn in dem Falle, dessen Deutung ihm Schwierigkeiten bereitete, liegt thatsächlich der von ihm als eine Möglichkeit schon vorausgesehene

1) l. c., p. 510.
2) Physiologische Pflanzenanatomie, II. Aufl., 1896, p. 36.

Fall vor, dass der Plasmastrang nach Verengung der Verbindungsstelle durch Wandverdickung durchschnürt und eingezogen wird.

Sicher findet, wie man das bei starker Vergrösserung (Apochromat 2,0, Compensations-Ocular 8 von Zeiss) feststellen kann, die Ausscheidung der Cellulose an der Aussenfläche der Protoplasmamasse von *Vaucheria* statt. Dass es sich bei dieser Ausscheidung um Cellulose handelt, kann man an den in ungefärbter Zuckerlösung kultivirten Objecten mit Chlorzinkjodlösung feststellen. In congorothhaltiger Zuckerlösung sieht man die sich intensiv färbende Zellhaut oft nicht gleichzeitig an den ganzen freien Flächen auftreten, rasch aber zu einer geschlossenen Haut sich ergänzen. Wird, nachdem die Zellhautbildung begann, der vorhandene Abschluss gesprengt, um einer sich nur mässig vorwölbenden Plasmamasse den Durchgang zu gewähren, so bilden an dieser die zersprengten rothen Stücke der sehr jungen Zellstoffhaut unregelmässig umschriebene Inseln. Hat an einem freien Plasmaballen die Zellhaut schon etwas grössere Dicke erreicht, und wird sie bei dessen sich von Neuem einstellender Grössenzunahme gesprengt, so schrumpft sie auch wohl zu einem faltigen Häutchen an dessen Seite zusammen. Wird nach begonnenem Wundverschluss nur ein kurzer neuer Fortsatz an der sich mit Zellhaut umhüllenden Fläche vorgestülpt, so stellt sich oft eine besonders lebhafte Membranbildung in ihm ein, so dass er schliesslich mit Zellhaut fast ganz angefüllt erscheint. Aehnliches lässt sich an schmalen, grössere Plasmamassen vereinigenden Verbindungssträngen nach erfolgter Membrananlage beobachten. Da wird nämlich die Membran am Verbindungsstrange stark verdickt, dieser Strang dadurch immer dünner, schliesslich durchrissen und in die anschliessenden Plasmamassen eingezogen. Die in einem solchen Verbindungsstrange vertretene Plasmamenge würde schwerlich durch directe Umwandlung zur Bildung der starken Wandverdickung ausreichen, und es bleibt nichts übrig, als anzunehmen, dass die für diese Membranbildung nöthigen Stoffe dem Strange in dem Maasse zugeführt werden, als sie aus ihm schwinden.

Klebs giebt ganz richtig an, dass der Protoplast der ganz jungen Zellhaut sehr innig anhängt. Von dem rothen, zarten, zuerst auftretenden Membrananflug ist es noch nicht möglich, den Protoplasten durch Plasmolyse zu trennen, dies gelingt auch nicht gleich nach Fertigstellung des zusammenhängenden Zellhäutchens, vielmehr erst dann, wenn dieses eine bestimmte Festigkeit erlangte.

Andererseits ist es auch, mit Klebs, sicher, dass es nicht möglich ist, vom Protoplasma ein Häutchen plasmolytisch abzuheben, das nicht schon in der Congoroth-Zuckerlösung roth gefärbt wäre oder das sich in der farblosen Zuckerlösung nicht schon durch Chlorzinkjodlösung als Cellulosehäutchen nachweisen liesse.

Besonders habe ich in meinen zahlreichen, viele Tage lang hintereinander hergestellten Präparaten nach solchen Fällen gesucht, in welchen die directe Beobachtung für einen allmählichen Uebergang des plasmatischen Körpers in die Zellhaut hätte sprechen können. Solche Fälle wurden plasmolysirt, und dann ausnahmslos gefunden, dass sich das Protoplasma trotz seines scheinbaren Ueberganges in die Zellhaut und seines an der Zellhaut scheinbar veränderten Aussehens, glatt von derselben ablöste. Einen Fall, in dem ich länger als sonst im Zweifel über das Ergebniss blieb, habe ich in Fig. 10, Taf. XV dargestellt. Der an einer durchschnittenen Schlauchstelle vorgestülpte Protoplast hatte den papillenartigen Vorsprung durch reichliche Zellhautbildung zum Theil schon ausgefüllt, während an den übrigen Stellen die neu erzeugte Zellhaut verhältnissmässig noch dünn war. Als ich nun dieses Schlauchende, an welchem der Zellinhalt in die Verdickung der Papille ganz allmählich überzugehen schien, mit 10 % Salpeterlösung behandelte, trennte sich der Protoplast zunächst nur von den anderen Wandstellen ab, während er mit der Papille in Verbindung blieb; schliesslich trat aber auch glatte Ablösung von der Membran der Papille ein.

Dass der Protoplast an der ganz jungen Zellhautanlage zunächst innig haftet, mag eine Reihe von Erscheinungen erklären, welche früher im Sinne einer directen Umwandlung der äussersten Plasmaschicht in Zellhaut gedeutet wurden. Ist nämlich eine ältere starre Zellhaut gegeben, der die junge Zellhautlamelle sich fest anfügt, so wird diese junge weiche Lamelle bei eingeleiteter Plasmolyse sich von der alten starren Zellhaut nicht trennen, ihr inniger Zusammenhang mit dem Protoplasten es andererseits bewirken, dass die Aussenschicht dieses Protoplasten an ihr haften bleibt. Solche Erscheinungen traten mir seiner Zeit in den Pollenmutterzellen von *Cucurbita*[1]) und anderen Objecten entgegen; Klebs[2]) beobachtete Aehnliches in den Blattzellen von *Funaria*, deren plasmolysirter Inhalt sich mit Zellhaut umgeben hatte, an der bei erneuter Plasmolyse die äussere Plasmalage als körnige Schicht verharrte.

1) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, p. 102.

2) l. c., p. 512.

Recht interessant ist, was Klebs schon hervorhob, dass die neu auftretende Zellhaut sich intensiv roth in der durch Congoroth gefärbten Zuckerlösung tingirt, während die älteren Membrantheile nur schwach rosenrothe Färbung annehmen. So ist doch wohl anzunehmen, dass nach ihrer Anlage die Zellhaut eine Veränderung erfährt, durch welche ihre Tinctionsfähigkeit mit Congoroth beeinflusst wird.

Bestätigt sei endlich auch noch die Angabe von Klebs, dass die junge Zellwand durch Aufnahme von Congoroth in ihrer Consistenz beeinflusst wird, dass sie dicker, wasserreicher, weniger scharf umschrieben, als die in ungefärbter Zuckerlösung gebildete Wand erscheint, allmählich aber an Dichte zunimmt. Wird eine mit rother Zellhaut umgebene Plasmamasse in farbloser Zuckerlösung weiter kultivirt, was im hängenden Tropfen unschwer gelingt, so beginnt sie wohl auch zu treiben, wobei sie, wie das Klebs schon angiebt, mit dem entstehenden Zweige die zuvor erzeugte rothe Hülle sprengt.

Es liegt nahe, im Anschluss an die eben geschilderten Vorgänge bei *Vaucheria*, der Erscheinungen zu gedenken, welche die Rhizoiden der Charen unter bestimmten Bedingungen bieten. Ich habe diese Rhizoide nicht selbst untersucht, doch sind die Angaben von Zacharias[1]) so eingehend, dass ich sie ohne Weiteres verwerthen darf.

Wenn aus einer im Kulturgefäss gezogenen *Chara* mit Rhizoiden besetzte Knoten herausgeschnitten und in reines Leitungswasser übertragen werden, so bilden zahlreiche Rhizoiden eigenthümliche Wandverdickungen in ihren Spitzen aus[2]). Die Ursache dieser Erscheinung liegt in der Unterbrechung des Scheitelwachsthums der Rhizoiden, indem die für ihr Scheitelwachsthum sonst verbrauchten Stoffe zur Bildung von Verdickungsschichten der Zellhaut verwerthet werden. Der Vorgang ist pathologisch, aber deshalb vielleicht auch in manchen Erscheinungen abnorm gesteigert und dadurch besonders instructiv. In den zur Wandverdickung sich anschickenden Rhizoiden[3]) rücken die körnigen Einschlüsse des Cytoplasma bis zum Scheitel vor. Ausser kleinen wimmelnden

---

1) Ueber Entstehung und Wachsthum der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XX, 1889, p. 107.

2) Zacharias, Ueber das Wachsthum der Zellhaut bei Wurzelhaaren. Flora 1891, p. 467. Als Untersuchungsmaterial diente *Chara foetida*.

3) Jahrb. f. wiss. Botanik, p. 109 ff.

Körnchen sind es auch noch grössere, zum Theil blasse, zum Theil durch ihren starken Lichtglanz sich auszeichnende Körper. Dann erscheint an der Innengrenze der Zellhaut ein Ansatz kleiner Körnchen. Wenige Minuten später erkennt man an Stelle der Körnchen eine Schicht äusserst feiner Stäbchen, welche zur Membran senkrecht gestellt sind. Diese Stäbchen werden allmählich länger und dicker. Nach einiger Zeit gelingt es nicht mehr in denjenigen Theilen der Verdickungsschicht, welche der ursprünglichen Zellhaut benachbart ist, gesonderte Stäbchen zu erkennen, während solche in dem unmittelbar dem Cytoplasma angrenzenden Theile noch erhalten sind. Endlich verschwindet die Abgrenzung der Stäbchen gegeneinander auch an der Innengrenze der Verdickung. Diese erscheint als eine glänzende, homogene Schicht, auf welche nach aussen eine breitere, ebenfalls homogene, doch minder glänzende Schicht folgt, an die, an den dicksten Stellen, noch eine undeutlich granulirte, innen zackig begrenzte Schicht ansetzt. Diese fehlt an der Haarspitze, wo die Verdickung eine geringere Mächtigkeit als an der unmittelbar anschliessenden Seitenwandung erreicht, und auch weiter rückwärts, wo sich die Verdickung rasch auskeilt.

Die Membran der Rhizoiden von *Chara* nimmt mit Congoroth rothe Färbung an; auftretende Stäbchenschichten färben sich besonders intensiv. In Chlorzinkjodlösung werden die Membranen der Wurzelhaare in ihrer ganzen Ausdehnung hellblau. Von einem beginnenden Stäbchenansatz zieht sich das Cytoplasma bei dieser Behandlung zurück, er selbst hebt sich als faltiges Häutchen von der ursprünglichen Zellwand ab, um alsbald eine hellblaue Färbung anzunehmen. Die ursprüngliche Zellhaut, soweit sie von der Stäbchenschicht gedeckt war, wird jetzt gelbbraun, hat somit an der gedeckten Stelle eine bestimmte Veränderung erfahren.

Zacharias[1]) giebt an, in gewissen Stadien zwischen den Stäbchen Plasmafortsätze erkannt zu haben, die entweder, da er sie später in der homogenen Membran nicht mehr sah, zurückgezogen werden, oder Veränderungen erleiden müssen. Dass die kleinen wimmelnden Körnchen, welche im Cytoplasma an der Verdickungsstelle sich sammeln, sich etwa festsetzen sollten, um die Anlage der Verdickungsschicht zu bilden, konnte Zacharias niemals direct beobachten. Die chemische Beschaffenheit der Cyto-

1) l. c., p. 123.

plasmakörnchen liess sich nicht feststellen; der Körnchenansatz der Wandung reagirte gegen Kupferoxydammoniak wie die Zellhaut; mit Chlorzinkjodlösung hingegen gelang seine Blaufärbung im ersten Stadium nicht. Zacharias sah vielmehr solche jüngste Anlagen der Verdickungsschicht nach Chlorzinkjodlösung sich als braune, peripherische Häutchen vom Plasma abheben; sie liessen dabei entweder noch nichts von Stäbchenbau erkennen, oder wiesen diesen bereits auf. In Rhizoiden, welche unmittelbar nach Isolirung ihrer Tragknoten in Chlorzinkjod gelangten, zog sich das Plasma meist völlig von der blau gefärbten Membran zurück, hinterliess jedoch in einigen Fällen auch an der Membran haftende Theile. Da die Stäbchen, sobald sie einige Grösse erreichen, Cellulosereaction zeigen, so ist es Zacharias wahrscheinlich, dass auch die Körnchen, aus welchen die Stäbchen hervorgehen, aus Cellulose bestehen und dass nur Plasmaschichten, welche bei Chlorzinkjodbehandlung an ihnen haften bleiben, sich tiefbraun färbend ihre Cellulosereaction verdecken.

Es ist wohl anzunehmen, dass Zacharias mit dieser Deutung das Richtige trifft, die bei *Vaucheria* beobachteten Erscheinungen lassen sich als Stütze für seine Auffassung anführen.

Von einem stäbchenartigen Aufbau der auftretenden Zellhaut konnte ich bei der die Zelltheilungsvorgänge begleitenden Scheidewandbildung nichts bemerken, und ebensowenig fielen Klebs und mir derartige Structuren an der Zellhautanlage von *Vaucheria* auf. Doch damit soll die Zacharias'sche Angabe in keiner Weise angezweifelt werden, ja die sichere Beobachtung eines solchen Aufbaues schafft sehr werthvolle Anknüpfungspunkte für die Beurtheilung bestimmter in den Zellhäuten beobachteter Structuren.

In manchen Fällen sah Zacharias innerhalb der mit Chlorzinkjodlösung sich blau färbenden Schicht, schon in jugendlichem Zustande eine äussere körnige Lage, welche sich in Chlorzinkjodlösung bräunte[1]). Für diese Erscheinung fand Zacharias erst später die richtige Deutung[2]); sie rührte von Plasmaeinschlüssen her. Diese sollen, nach Zacharias, auch eine Umwandlung äusserer angrenzender Membrantheile veranlassen können und es bewirken, dass diese sich mit Chlorzinkjodlösung bräunen.

Ich hatte seinerzeit Plasmaeinschlüsse zwischen den Ver-

1) l. c., p. 125.

2) Flora, p. 478.

dickungsschichten der Zellwand von *Caulerpa* beobachtet und sie als Beweis für eine Anlagerung der Schichten verwerthet[1]). Noll konnte bei der nämlichen Pflanzenart künstlich die Bildung von Plasmaeinschlüssen veranlassen, wenn er die rhizomartigen Achsen der Pflanze mit Krystallnadeln von übermangansaurem Kali ätzte. Solche Plasmaeinschlüsse haben für mich jetzt eine neue Bedeutung gewonnen, weil sie ein weiteres Zeugniss dafür abgeben, dass die Zellhautbildung nicht an die Hautschicht gebunden ist. Zwar bleibt ja immerhin denkbar, dass eine neue Hautschicht an der Innenseite der ausgeschalteten Plasmastelle angelegt werde, doch ist diese Annahme, besonders in den von Zacharias beobachteten Fällen, ganz unwahrscheinlich und auch nicht mehr nöthig, da bei dem jetzigen Stand der Dinge kaum mehr einzusehen wäre, warum die membranbildende Substanz nicht ebenso, wie sie nach aussen geschafft wird, auch im Innern des Protoplasten der auszuschaltenden Plasmamasse angelagert werden sollte. — In dieselbe Kategorie von Erscheinungen, wie die eben geschilderten, gehört auch die Mehrzahl der von Krabbe[2]) in Sklerenchymfasern beobachteten Plasmaeinkapselungen[3]), wobei gleichzeitig zu erinnern wäre, dass auch Krabbe schon fand, dass vielfach die mit eingeschlossenem Protoplasma in Berührung stehenden Zellhäute allmählich eine andere Beschaffenheit annehmen und nach Zusatz von Jod eine gelbe, oder sogar eine braune Farbe zeigen, die genau der Jodreaction des eingeschlossenen Protoplasmas entspricht. Bei Zusatz von Chlorzinkjod bleibt die Cellulosereaction an den fraglichen Stellen aus, während sie in denjenigen Regionen, wo die Protoplasmaeinschlüsse fehlen, eine sehr deutliche ist. Es könne sich also wohl nur, meint Krabbe, bei den fraglichen Veränderungen, um nachträgliche Infiltrationen handeln. Nach den Reactionen zu urtheilen, seien es, meinte Krabbe[4]), aller Wahrscheinlichkeit nach Eiweisssubstanzen, die hier in die Cellulosewand eingelagert werden, während Correns[5]) diese Stellen, auf Grund einer Nachprüfung, für verholzt erklärt. — Auch ein Theil der von

---

1) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 5.

2) Ein Beitrag zur Kenntniss der Strutur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVIII, 1887, S. 418.

3) So die in Fig. 40, Taf. XV l. c. dargestellte.

4) l. c., p. 420.

5) Ueber die vegetabilische Zellmembran. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVI, 1894, p. 637.

Kohl[1]) und Haberlandt[2]) bei wiederholten Neubildungen von Membranen in Haaren beobachteten Protoplasmaeinschlüsse gehören hierher, doch soweit nur, als bei diesen Neubildungen Plasmastücke sammt Theilen der Hautschicht abgetrennt werden, die neue Membran also innerhalb des Cytoplasma entstehen muss. Andere, bei Sklerenchymfasern und Haaren beobachtete Vorgänge, bei welchen der Protoplast durch localisirte Bildung seitlicher Wandverdickungen durchschnürt wird und dann sein kernhaltiger Theil[3]) sich mit einer neuen Zellhaut umhüllt, können hier als Beispiele nicht herangezogen werden, weil ja bei der Durchschnürung jeder Protoplast mit einer vollständigen Hautschicht umgeben bleibt. Trotz vollständiger Hautschicht stellt sich übrigens auch in diesem Falle um das kernlose Protoplasmastück keine Zellhautbildung ein, selbst dann nicht, wenn es an Grösse dem kernhaltigen Stücke gleicht.

Was in den zuvor behandelten Fällen ausnahmsweise geschieht, dass nämlich Zellhautstoff im Innern des Cytoplasma gebildet wird, dass stellt sich gesetzmässig bei Anlage der Zellstoffbalken in den *Caulerpen* ein. Zuletzt hat sich mit diesem Vorgang J. M. Janse[4]) befasst und zwar im Gegensatz zu den meisten früheren Forschern an lebendem Material. Seine Beobachtungen stellt er vornehmlich an Rhizoiden, die eine directe Untersuchung selbst bei starker Vergrösserung zulassen, an. In den jüngsten Theilen der Rhizoide, die nur vereinzelte Balken erst aufweisen, verlaufen auch hyaline Stränge von Protoplasma, welche die Anlage eines neuen Balkens in Gestalt einer ganz feinen Linie einschliessen. Mit Hilfe von Reagentien kann man das wirkliche Vorhandensein der Anlage in dem hyalinen Plasmastrom dann meist sicher feststellen, zugleich sich aber auch überzeugen, dass andere Ströme noch ohne Balkenanlage sind. Wiederholt gelang es Janse, in den Plasmaströmen der Rhizoide freie Balkenanlagen nachzuweisen, das heisst solche, die in einem Theile des Stromes angelegt, noch nicht bis zur Zellwand reichten. Da Janse sich die Bildung des Zellhautstoffes an

---

1) Wachsthum und Eiweissgehalt vegetabilischer Zellhäute. Botan. Centralbl., Bd. XXXVII, 1889, p. 1.

2) Ueber Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Function des Zellkerns. Sitzungsber. d. Wiener Akad., math.-nat. Kl., Bd. XCVIII, 1889, Abth. I, p. 190.

3) l. c., p. 194.

4) Die Bewegung des Protoplasma von *Caulerpa prolifera*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXI, 1890, p. 251.

die Hautschicht gebunden denkt und von dieser meint, dass sie wohl niemals neugebildet werde, so nimmt er an, dass die Plasmastränge als Ausstülpungen des Wandbelags entstehen, und dass die Hautschicht von dort aus auch in den Strang eintritt. So würde jeder Plasmastrom aus einem soliden Strange von Hautschicht, den eine Schicht von Körnerplasma umgiebt, bestehen, das Körnerplasma aber gegen die Zellflüssigkeit durch eine als Vacuolenwand anzusprechende Plasmahaut vollständig abgegrenzt sein. In dem Hautschichtstrange stellt sich Janse die erste Anlage des Balkens etwa als eine Reihe von Cellulosemolekülen vor, die durch weitere Anlagerung neuer Moleküle in die Dicke, doch hauptsächlich in die Länge wächst, bis der Balken so lang geworden ist, dass er mit der Zellwand in Berührung tritt, sei es zuerst an einer Seite oder an beiden zu gleicher Zeit. Auf einen Abschluss des Protoplasma durch Hautschicht gegen alle vorhandenen Balken glaubt Janse aus seinen plasmolytischen Versuchen schliessen zu können, welche ihm zeigen, dass sich das Protoplasma beim Rückzug von den Balken genau ebenso wie beim Verlassen der Zellwand verhält.

Ich habe *Caulerpa prolifera* und *cupressoides* an Alkoholmaterial untersucht. Die fortwachsenden Enden der rhizomartigen Achsen wurden in Paraffin eingebettet, in 5 Tausendstel-Millimeter dicke Schnitte zerlegt und in verschiedener Weise tingirt. Besonders bewährte sich auch in diesem Falle das Safranin-Gentiana-Orange-Verfahren, das in den günstigsten Fällen eine mit verschiedener Intensität sich abstufende rosenrothe Färbung der Wandung und der Balken und eine braune des Cytoplasma, am häufigsten freilich nur eine verschieden tiefe Violettfärbung der Wandung und der Balken und eine vorwiegend rothe des Cytoplasma gab. Zur Controle der Beobachtungsergebnisse diente Javelle'sche Lauge, welche die Balkenanlage von dem anhaftenden Protoplasma befreite. An so zarten und so gut gefärbten Schnitten, wie sie mir jetzt vorlagen, war sicher festzustellen, dass die Zellstoffbalken innerhalb der fixirten Protoplasmastränge als äusserst dünne homogene Fäden angelegt werden. Wie Janse, konnte ich constatiren, dass die Anlage des neuen Balkens vielfach nicht an der Ansatzstelle des Plasmastranges, sondern an beliebigen Stellen seines Verlaufes beginnt. Eine bestimmte Regel für den Ort des Ursprungs war nicht festzustellen, unter Umständen auch die getrennte Anlage in Stücken an verschiedenen Stellen des Plasmastranges zu beobachten. Die jüngste

Balkenanlage mag, so wie es Janse angiebt, nur 0,2 Tausendstel-Millimeter Dicke messen. Eine solche Anlage erscheint oft etwas unregelmässig conturirt, ohne dass ihre Verschmelzung aus aufeinander folgenden Körnchen zu constatiren wäre. Dass ich das früher glaubte[1]), lag an der geringeren Vollkommenheit meiner optischen Hilfsmittel und Präparate. Es haften nämlich stets winzige, zu dem umgebenden Cytoplasma gehörende Körnchen solchen Balkenanlagen an, und wenn sie eine Reihe bilden, so können sie leicht für die Anlage des Balkens selbst gehalten werden. Diese tritt in Wirklichkeit in Gestalt eines äusserst zarten, homogenen Fadens auf und zeigt sich mit grösster Deutlichkeit als solche, wenn das Präparat nachträglich mit Javelle'scher Lauge behandelt wird. Ob die allerjüngsten Balkenanlagen der Javelle'schen Lauge widerstehen, ist freilich objectiv nicht zu entscheiden. Bleibt nämlich nichts von dem Plasmastrange nach Behandlung mit Javelle'scher Lauge übrig, so entsteht jedesmal von Neuem die Frage, ob man sich nicht zuvor in der Beobachtung, das heisst in der Annahme, dass eine äusserst dünne Balkenanlage schon vorhanden sei, getäuscht habe.

Dass die Plasmaströme der Caulerpen von Ausstülpungen der Hautschicht durchzogen seien, dafür bietet die Untersuchung des fixirten Objectes keinerlei Anknüpfungspunkte. Die Stränge, in welchen eine Balkenanlage noch fehlt, werden sicher nicht von einer besonderen Hautschicht durchsetzt, die Verschiebung der kleinen Körnchen im Strange lässt eine solche Annahme nicht zu. Wie complicirte Einstülpungen würde eine solche Durchsetzung der Plasmastränge in der rhizomartigen Achse von *Caulerpa* thatsächlich verlangen. Dort ist das Gerüst nicht allein auf die der Wand entspringenden Balken beschränkt, sondern es weist auch solche auf, welche diese verbinden und in der Längs- und Querrichtung parallel zur Wand verlaufen[2]). Die der Wand parallelen, und zwar longitudinalen Balken waren es, die ich mit Vorliebe für die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung benutzte, da ihre Vertheilung sehr regelmässig ist und sie später als die wandständigen Balken, erst in einiger Entfernung vom Scheitel, gebildet werden. Das, was mir meine Präparate zeigen, ist, dass der Protoplast der *Caulerpa* gegen die Zellwand mit einer echten Hautschicht, gegen

1) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 9.

2) l. c., p. 10.

die Balken aber, ebenso wie gegen den Zellsaft, nur mit Vacuolenwandung abgegrenzt ist. Diese Abgrenzung gegen die Balken und den Zellsaft ist äusserst zart, die äussere Hautschicht merklich stärker. Die Abgrenzung gegen die Balkenanlage stellt sich ein, sobald als letztere auftritt, und selbstverständlich müssen dann plasmolytische Mittel auch ein Zurücktreten des Protoplasma von den Balken veranlassen.

Durch die Hautschicht an der Seitenwandung und durch die hyaloplasmatische Plasmahaut an den Balken, werden die Stoffe nach aussen befördert, welche die Verdickung der Seitenwände und der Balken besorgen.

Von jenen merkwürdigen, haarähnlichen Gebilden, die im Innern der Epidermiszellen der Samen der *Cuphea*-Arten entstehen[1]), um im Reifezustand bei Wasserzutritt hervorgestülpt zu werden, lässt sich sicherstellen, dass sie einer Umwandelung des Protoplasma ihre Entstehung verdanken. Die verhältnissmässig hohen Epidermiszellen der genannten Samen zeigen sich von den Windungen jener schlauchförmigen Gebilde fast ausgefüllt. Es sind dieselben an einer verdickten Stelle der Aussenwand der Epidermiszelle befestigt; diese Stelle zeichnet sich nach Chlorzinkjodbehandlung als kreisförmiger, schmutzig violetter Fleck durch ihre stärkere Färbung aus. Sie wird scharnierartig abgehoben, wenn die Hervorstülpung des schlauchförmigen Gebildes beginnen soll. Der in der Epidermiszelle noch eingeschlossene Schlauch zeigt sich an seiner Oberfläche spiralig eingefaltet. Er ist im Innern mit einer schwächer brechenden Substanz erfüllt. Die stärker brechende Wand, die er aufweist, geht an ihrer Ansatzstelle in die Innenlamelle der Epidermiszelle über. Diese Innenlamelle, sowie auch die Schlauchwand, werden durch Chlorzinkjod gelbbraun gefärbt; sie sind, wie auch sonstige Reagentien zeigen, cutinisirt. Bei der Umstülpung des Schlauches gleichen sich seine spiraligen Einfaltungen aus, und er zeigt nur noch eine leichte spiralige Furche. Die schwächer brechende Substanz des Schlauchinnern gelangt bei der Umstülpung des

---

1) Vergl. hierzu: Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Unters. aus d. Tübinger Institut, Bd. I, 1885, p. 583. — Correns, Ueber die Epidermis der Samen von *Cuphea viscosissima*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1892, p. 143. — Grütter, Ueber den Bau und die Entwickelung der Samenschalen einiger Lythrarieen. Botan. Zeitung 1893, I. Abth., p. 1. — Popovici, Ueber Structur und Entwickelung eigenartiger Wandverdickungen in Samen und Fruchtschalen. Inaug.-Diss., 1893.

Schlauches an seine Oberfläche und zerfliesst dort zu Schleim. Zwischen den Windungen des Schlauches in der Epidermiszelle ist eine schwach körnige, an einzelnen Stellen des Samens roth gefärbte Substanz zu sehen, deren Körnchen sich in dem Ende des umgestülpten Schlauches ansammeln. Sie ist es, die durch ihre Quellung das Ausstülpen des Schlauches veranlasst.

Die Schilderung des fertigen Zustandes und der Ausstülpung der Schläuche, die ich in der Literatur vorfand, entsprechen dem Sachverhalt und gestatten es mir, meine Beobachtungen abzukürzen. Nicht so war es mit den entwickelungsgeschichtlichen Angaben, aus denen ich mir ein Bild des Geschehens nicht zu entwerfen vermochte. Ich stellte daher eigene eingehende Untersuchungen an, zu welchen mir Alkoholmaterial von *Cuphea Zimapani* diente. Dieses wurde in Paraffin eingebettet und an 5 Tausendstel-Millimeter dicken, zum Theil auch noch dünneren Mikrotomschnitten untersucht. Mit Vorliebe studirte ich auch hier mit Safranin-Gentiana-Orange gefärbte Präparate, die den Zellinhalt vorzüglich differenzirt zeigen und an denen ich durch lange Uebung in Beurtheilung der einzelnen Farbentöne gelernt habe, ihren Werth genau abzuschätzen. Eine Anzahl von Schnitten diente auch dazu, nach Entfernung des Paraffins, mit Jodjodkalium, Chlorzinkjodlösung oder Javelle'scher Lauge behandelt zu werden.

Auf die Kritik der älteren Angaben gehe ich hier nicht ein und begnüge mich, meine eigenen Beobachtungen vorzuführen.

Die Bildung der Schläuche in den Epidermiszellen der Samen von *Cuphea Zimapani* beginnt, wie bei anderen *Cuphea*-Arten, erst wenn die Samen ihr Wachsthum vollendet haben. Sie schreitet rasch fort und günstige Schnitte führen eine ganze Reihe von Entwickelungszuständen vor. Vor Allem wird die kreisförmige Stelle an der Innenseite der Aussenwand der Epidermiszelle verdickt; sie wölbt sich als convexe Scheibe in den Zellraum vor. Ihre Entstehung ist auf Ausscheidung aus dem Protoplasten zurückzuführen. Der Protoplast haftet an diesem Ort der Neubildung fest, so dass der contrahirte Zellinhalt im Alkoholmaterial sich wohl von der übrigen Wand der Epidermiszelle, nicht aber von dieser Stelle zurückzieht. — Die nächstfolgenden Entwickelungszustände zeigen an der scheibenförmig verdickten Stelle einen zapfenförmigen Fortsatz und an diesem die beginnende Ausbildung eines Bandes, das in ziemlich weiten Windungen sich in den Zellraum fortsetzt (Fig. 11, Taf. XV). Dieses Band ist ein unmittelbares Differenzirungsproduct

des Cytoplasma. Es färbt sich genau ebenso, wie der cytoplasmatische Wandbelag, den man, von der Seitenwand zurückgezogen, in der Fig. 11, Taf. XV links, an die zapfenförmige Verdickung der Aussenwand ansetzen sieht. Javelle'sche Lauge löst das Schraubenband und auch das übrige Cytoplasma, auch zeigt das Band genau denselben Wabenbau wie ihn hier das andere Cytoplasma aufweist. Das Band ist im optischen Durchschnitt linsenförmig; es umkreist einen centralen Cylinder, der auch aus wabigem Cytoplasma besteht, dessen Wabenwände aber weit zarter und substanzärmer sind, so dass sie sich viel schwächer färben. Dass man diesen Entwickelungszustand früher ganz übersah, mag wohl durch die grössere Dicke der Schnitte mit veranlasst worden sein. Die Bildung des Bandes schreitet in Schraubenlinien an seinem Ende fort, wobei das Band allmählich schmächtiger wird und seine Schraubengänge sich enger winden. Die Fig. 12, Taf. XV führt uns eine Anzahl Windungen vor, die der Schnitt in der unteren Hälfte der Epidermiszelle traf. An dem fortwachsenden Ende des Bandes finden sich immer neue Cytoplasmamassen ein, um in entsprechende Differenzirung einzutreten, und schliesslich ist der ganze Zellraum von Windungen durchsetzt. Die peripherisch verlaufenden Windungen des Bandes erreichen die Hautschicht des Protoplasten. Der Zellkern der Epidermiszelle bleibt während dieser ganzen Zeit im Wandbelage sichtbar und verschwindet erst zur Zeit der Fertigstellung der ganzen Schlauchanlage. Das aus dem wabigen Cytoplasma angelegte Band verliert allmählich seinen wabigen Bau und wird in eine erst fleckig, dann immer homogener erscheinende Masse verwandelt. Damit ist eine Volumenzunahme des Bandes verbunden, wodurch seine Windungen steiler werden und einander näher rücken. Mit der Structuränderung ist auch eine allmähliche Aenderung der Reactionen des Bandes verbunden. Die intensiven cytoplasmatischen Färbungen blassen ab, während die Löslichkeit in Javelle'scher Lauge zunächst noch fortbesteht. Schliesslich stossen in den basalen Theilen des Bandes die Windungen aneinander und liefern Bilder, wie sie durch unsere Fig. 13, Taf. XV vergegenwärtigt werden. Nicht so eng pflegt der Anschluss in den apicalen, zuletzt erzeugten Theilen des Bandes zu sein, so dass dort der centrale Cylinder zwischen den Windungen oft sichtbar bleibt (Fig. 14, Taf. XV). Sowohl das Band wie der Centralcylinder des werdenden Schlauches werden schliesslich hom
Sie erscheinen in den Safranin-Gentiana-Orange-Präparate

noch röthlich gefärbt, während ursprünglich das Band dunkelviolett, der Centralcylinder hellviolett tingirt war. Der Centralcylinder ist jetzt meist etwas dunkler als das Band, was besonders dort hervortritt, wo man die Schlauchanlage im senkrechten Durchschnitt sieht, wie in den beiden in Fig. 13, Taf. XV unten gelegenen Scheiben. Wenn die dunklere Färbung des Cylinders gegen das Band auch im Längsschnitt schärfer vortritt, kann das Bild wie unsere Fig. 15, Taf. XV aussehen. Da zeigt sich denn, dass der centrale Cylinder nicht glatt ist, sondern eine vorspringende Rippe aufweist, welche mit den Windnngen des Bandes abwechselt. Dieses Verhalten ist auch auf jüngeren Zuständen, wie den in unseren Fig. 11 und 12, Taf. XV dargestellten, zu constatiren. Schliesslich hört aber die Unterscheidung des Cylinders von dem ihn umgebenden Bande auf, sie stellen zusammen eine einzige homogene Masse dar. An dieser beginnt nun die Oberfläche als eine besondere Schicht sich zu markiren. Das ist der Vorgang der Cutinisirung, durch welchen eine gemeinsame Haut um die Anlage geschaffen, ein Schlauch aus dieser Anlage somit erzeugt wird. Die cutinisirende Schicht erreicht bald messbare Dicke und zeigt sich nach innen gegen die übrige Substanz der Anlage scharf abgesetzt. In Fig. 16, Taf. XV ist der Vorgang für zwei Stellen der Anlage zur Anschauung gebracht, für eine der Basis nahe (oben in der Figur) und eine dicht am Scheitel (unten in der Figur) gelegene Stelle. An der dem Scheitel näheren Stelle haften zahlreiche Körnchen der Oberfläche der Anlage an. Sie stellen Cytoplasmareste dar, welche an dem Vorgang der Cutinisirung allem Anscheine nach betheiligt sind, die auch mit dünnem Wandbelag den Insertionszapfen des Schlauches und die Wände der Epidermiszelle überziehen, um auch dort die Cutinisirung einer dünnen Membranlamelle zu besorgen. Entsprechend den etwas weiteren Windungen des Bandes, welche die Anlage in ihren apicalen Theilen zeigte, sind dort die Thäler zwischen den Erhebungen breiter und tiefer, ausserdem unten abgerundet (Fig. 16, Taf. XV unten), während sie in den basalen Theilen der Anlage (Fig. 16, Taf. XV oben) eng sind und in eine scharfe Kante auslaufen. Alle Substanz, die innerhalb der cutinisirten Aussenschicht der Anlage liegt, verwandelt sich schliesslich in jene quellbare Masse, welche als Schleim bei der Umstülpung des Schlauches sich in dem umgebenden Wasser vertheilt. Die cutinisirte Schicht stellt die Wandung des vorgestülpten Schlauches vor. Die Cytoplasmareste, welche nach Fertigstellung des Schlauches

in der Epidermiszelle zurückbleiben, sind nur gering; sie erfahren auch eine Veränderung, um als quellbare Masse den Schlauch aus der Epidermiszelle herauszudrängen, was mit seiner Umstülpung verbunden ist.

Die in den Epidermiszellen der *Cuphea*-Samen sich abspielenden Vorgänge treten aus ihrer isolirten Lage heraus und rücken erst in's volle Licht, wenn die Entwickelungsgeschichte der Massulae von *Azolla* mit ihnen verglichen wird. Ich greife dieses Beispiel als besonders instructiv heraus, kann aber hinzufügen, dass ich ihm die Bildungsvorgänge in den Mikrosporangien von *Salvinia*, sowie die bei der Anlage des Periniums der Hydropterideen sich abspielenden Erscheinungen, fast mit gleicher Tragweite anschliessen könnte. Ich hatte die Entwickelungsgeschichte der Mikrosporangien von *Azolla* seinerzeit schon in den Vordergrund meiner Veröffentlichung „über das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute“ [1]) gestellt, wie ich sehe, mit vollem Recht, da ihnen eine principielle Bedeutung zukommt. Meine Angaben waren in allen wesentlichen Punkten richtig, immerhin kann ich sie jetzt in mancher Beziehung noch ergänzen und erweitern, dank dem Fortschritt, den inzwischen die technischen Hilfsmittel der Untersuchung gemacht haben. Das zu untersuchende Material wurde diesmal mit Paraffin imprägnirt, in zarte Mikotomschnitte zerlegt und nach dem bewährten Safranin-Gentiana-Orange-Verfahren tingirt. So gewann ich ganz ausserordentlich instructive Bilder, die ich nicht genug für die Nachuntersuchung der so wichtigen Vorgänge, welche sie aufweisen, empfehlen kann. *Azolla* hat sich seit längerer Zeit entschlossen, in unseren botanischen Gärten zu fructificiren. Die Beschaffung des entsprechenden Materials bereitet daher keine Schwierigkeit mehr. Da im nämlichen Sorus Mikrosporangien sehr verschiedener Entwickelungsgrade vereinigt sind, so hat man oft alle gewünschten Stadien im Präparat dicht beisammen und kann sie ohne Weiteres auch zu Demonstrationszwecken benutzen.

Ich möchte hier Wiederholungen aus meiner früheren Schilderung vermeiden, muss aber doch an einige Thatsachen erinnern, damit das weiter Anzuschliessende gleich verständlich sei. Die *Azolla filiculoides*, die mir auch diesmal zur Untersuchung vorlag, führt meist sechs Massulae in einem Mikrosporangium. Die Massulae weisen weite, polygonale Kammern auf. Diese umschliessen eine

1) Histologische Beiträge, Heft II, 1889, S. 4.

Anzahl von Mikrosporen. Der Oberfläche der Massulae entspringen die merkwürdigen Glochiden, die sich aufrichten, wenn man die Massulae aus dem Mikrosporangium befreit. Die Glochiden stellen bandförmig abgeflachte, nach beiden Enden etwas verjüngte, mit einem ankerförmigen Köpfchen abschliessende Gebilde vor. Der bandförmige Stiel ist hohl, das Köpfchen solid, ausgenommen an seiner, den Armen eines Ankers oder einem nur nach zwei Seiten entwickelten Schirme vergleichbaren Ausbreitung. Diese ist an ihren Rändern einwärts gebogen und beiderseits durch eine zarte Haut mit dem Köpfchenstiel verbunden. Unter dem Köpfchen ist in dem hohlen Stiele eine Scheidewand angebracht. In der Profilansicht erscheint das Köpfchen als keulenförmiges Gebilde [1]). Die Kammern der reifen Massulae füllen sich beim Trocknen mit Luft an.

Die Substanz der Kammerwände und der Glochiden verhält sich den Reagentien gegenüber, im Wesentlichen ebenso wie die Substanz der Exine an Pollenkörnern und Sporen [2]). Chlorzinkjodlösung färbt sie braungelb, am stärksten die Kammerwände der Massulae, am schwächsten die Stielwände der Glochiden. Auch durch andauernde Vorbehandlung mit Javelle'scher Lauge lässt sich eine Violettfärbung mit Chlorzinkjod nicht erzielen. Die Kammerwände widerstehen lange der concentrirten Schwefelsäure, die Glochiden quellen nur etwas in ihr auf und färben sich gelb. In Chromsäure lösen sich die ganzen Gebilde alsbald ohne Quellung. Noch rascher erfolgt die mit Quellung der Glochiden verbundene Auflösung in Chromschwefelsäure. In Kalilauge werden die Kammerwände intensiv braungelb; schwächer färben sich die Glochiden. Kammerwände wie Glochiden widerstehen einem längeren Kochen in concentrirter Kalilauge. Kaltes Schulze'sches Macerationsgemisch wirkt nur wenig ein, durch längeres Kochen in diesem Gemisch werden die Massulae unter Bildung öliger farbloser Tropfen gelöst, geben somit die sog. Cerinsäurereaction. Mit concentrirter Salpetersäure tritt gelbbraune Färbung ein, die sich bei Zusatz von Ammoniak bedeutend steigert. In Millon's Reagens werden die Kammerwände nach längerer Einwirkung zwar

---

1) Vergl. im Uebrigen meine Beschreibung l. c., p. 5 und die dazu gehörenden Figuren l. c. auf Taf. I.

2) Da uns diese Reactionen gegenwärtig sein müssen, so sehe ich mich veranlasst, sie aus meiner früheren Publication zu wiederholen.

nur schwach, doch immerhin deutlich röthlichbraun tingirt, am schwächsten färben sich hierbei die Glochiden. Es sind das im Wesentlichen die Reactionen der Cutins, mit denjenigen Abweichungen, wie sie eben für die Substanzen der Exine und des Periniums bei Pollenkörnern und Sporen bekannt sind[1]).

Während ihrer Entwickelung machen die Kammerwände und Glochiden eine bedeutende Wandlung ihrer Reactionen durch, und scharf prägt sich diese Aenderung auch in ihrem Verhalten bei der Safranin-Gentianaviolett-Orange-Färbung aus. Da diese Unterschiede sich in dem nämlichen Schnitte an den verschieden alten, in demselben Sorus vereinigten Mikrosporangien geltend machen, so können sie nicht auf Abweichungen im Färbungsverfahren zurückgeführt werden.

Während in dem Mikrosporangium von *Azolla filiculoides* der letzte Theilungsschritt in den Sporenmutterzellen sich vollzieht, beginnen die in einer Schicht vertretenen inhaltsreichen Tapetenzellen ihre Selbstständigkeit aufzugeben und sobald die Trennung der jungen Sporen vollzogen ist, wandern sie zwischen dieselben ein. Dabei verschmelzen sie untereinander und bilden ein zusammenhängendes Plasmodium. In diesem sind die ursprünglichen Zellkerne der Tapetenzelle gleichmässig vertheilt. Während das Mikrosporangium an Grösse zunimmt, beginnen unbestimmte Waben des alveolar gebauten Cytoplasmas des Plasmodiums sich zu vergrössern und schwellen zu mehr oder weniger ansehnlichen Kammern an. Im kleinwabigen Cytoplasma zwischen diesen Kammern liegen die Zellkerne vertheilt (Fig. 17, Taf. XV). Dann beginnt das Plasmodium um die einzelnen Sporen eine glashelle Flüssigkeit auszuscheiden. Da sich diese Flüssigkeit nicht tingirt, so kommt jede Spore in eine farblose Blase zu liegen. Diese Blasen nehmen an Grösse zu, stossen aufeinander, verschmelzen in Mehrzahl, verdrängen das Plasmodium an die Mikrosporangiumwand sowie den zwischen ihnen zurückbleibenden Raum. In dem so verdrängten Plasmodium schwinden die grossen Kammern und es lässt sich annehmen, dass es ihr Inhalt war, der sich in den Blasenräumen sammelte. Zugleich beginnen in dem zurückweichenden Plasmodium zuvor kaum sichtbare Leukoplasten deutlich hervorzutreten, indem sie kleine, mit Jodlösungen sich weinroth färbende, somit amylodextrinreiche Stärkekörnchen anlegen. In den mit den drei Farben behandelten Präparaten sind diese Körnchen

1) Vergl. Botanisches Practicum, III. Aufl., 1897, p. 527.

violett tingirt, ebenso wie auch die in Mehrzahl in jedem Chloroplasten der Sporangienwandung auftretenden Stärkekörner, die in Jodlösungen dunkelblau werden. Die Verschmelzung der um die einzelnen Sporen angelegten hellen Räume schafft so viel grössere Blasen, als Massulae in dem Mikrosporangium erzeugt werden sollen. Die Mikrosporangien fahren zugleich noch fort an Grösse zuzunehmen und dementsprechend wachsen auch diese Blasen. Das Mikrosporangium nimmt zum Mindesten um ein Drittel seines Durchmessers zu. Das Plasmodium wird dementsprechend gedehnt. Es bildet einen gemeinsamen stärkeren Beleg an der Mikrosporangiumwandung und schwächere die einzelnen Blasen trennende Schichten.

Wie ich früher schon durch Controlversuche an frischem Material feststellen konnte, vertheilt sich der Inhalt junger Blasen, wenn die Mikrosporangien in Wasser zerdrückt werden, unmittelbar in diesem, und die Mikrosporen kommen frei zu liegen. Dann beginnt der Inhalt der Blasen gallertartig zu werden und widersteht eine Zeit lang dem Wasser.

An den Mikrotomschnitten lassen sich alle Stadien der auf diesem Entwickelungszustand stattfindenden Einwanderung des plasmodialen Cytoplasma in die Gallertblasen verfolgen. Die Einwanderung vollzieht sich der Hauptsache nach von dem stärkeren plasmodialen Belege aus, der sich an der Mikrosporangiumwandung befindet. Die Waben der an die Blase angrenzenden Cytoplasmaschicht schwellen dann zu noch bedeutenderer Grösse an, als es diejenige war, welche die Kammern des Plasmodiums zwischen den Sporen vor Beginn der Blasenbildung zeigten, und dringen gleichzeitig in die wenig consistente Gallertmasse der Blasen vor. Sie nehmen so den Blaseninhalt, den sie zuvor ausgeschieden hatten, jetzt wieder in sich auf. Man kann die Cytoplasmakammern solchermassen in dem Blasenraume vorrücken sehen, oder richtiger gesagt, in den Präparaten verschiedener Stadien auffinden, welche die Blasen mehr oder weniger tief von den Cytoplasmakammern durchsetzt zeigen. In dem Fig. 18, Taf. XVI dargestellten Falle war die Blase, in der Richtung von aussen nach innen, zu zwei Drittel von Kammern erfüllt, ihr nach dem Mikrosporangiuminnern gekehrtes Drittel noch ganz homogen. In der Figur wurde im Hinblick auf die Raumverhältnisse nur ein Stück einer solchen Anlage abgebildet und zwar das rechts gelegene, das an eine Protoplasmaschicht grenzte, welche diese Anlage von der benachbarten trennte. Das einwandernde Cytoplasma

ist fast körnchenfrei; nur vereinzelt folgen ihm einzelne der amylodextrinreichen Stärkekörner, fast niemals ein Zellkern. Die Wände der grossen Kammern zeigen stets deutlich wabigen Bau. Wo eine grössere Cytoplasmamasse zwischen den grossen Kammern ausgespart bleibt, ist ihr alveolarer Bau besonders schön zu sehn. Dieses einwandernde Cytoplasma ist in den dreifach gefärbten Präparaten hellbraun, genau ebenso wie das angrenzende Protoplasma des äusseren Belegs und der seitlichen Trennungsschichten gefärbt. In dem Maasse als die Füllung der Blasen mit Cytoplasmakammern fortschreitet, schwinden die amylodextrinhaltigen Stärkekörnchen in dem umschliessenden Plasmodium. Das weckt die Vermuthung, dass dieses Kohlehydrat mit in der Wandbildung, die sich auf Kosten des eingedrungenen Cytoplasma vollzieht, Verwendung findet. Dass dieses Cytoplasma selbst, ohne sichtbaren Rest, hier in der Wandbildung aufgeht, lässt sich an solchen Präparaten, wie sie mir vorlagen, nicht bezweifeln. Von einer Ausscheidung der Kammerwände oder von sonst einem anderen Vorgang als dem der directen Umwandlung des Cytoplasma in Membranstoff, kann hier nicht die Rede sein; die Umwandlung geht aus der Beobachtung mit derjenigen Sicherheit hervor, wie sie eben der directe Augenschein nur zulässt. Die hellbraune Färbung der Kammerwände geht allmählich in dunkleres Braun über, wobei sie gleichzeitig etwas stärker werden. Dann zeigen sie sich in demselben Präparat braunviolett, schliesslich intensiv reinviolett gefärbt (Fig. 19, Taf. XVI). In den so gefärbten Wänden lässt sich der ursprüngliche Wabenbau des Cytoplasma noch deutlich erkennen; sie erscheinen in der Flächenansicht hell gefleckt. Besonders deutlich ist dieser Wabenbau in den Zwickeln zwischen den Kammern erhalten, so wie es aus unserer Fig. 19, Taf. XVI (oben) zu ersehen ist. Die Waben des Cytoplasma haben sich bei dessen Umwandlung in cutinähnlichen Membranstoff vacuolenartig abgerundet; der in Fig. 19, Taf. XVI abgebildete Zwickel schliesst einige besonders grosse Waben dieser Art ein. Zur Zeit, wo die Violettfärbung der Kammerwände in den Massulae sich ausprägt, schwinden auch die Stärkekörner der Chloroplasten in den Wandungszellen des Mikrosporangiums, wobei diese Wandungszellen selbst dünnwandig und inhaltsarm bleiben. — Die fertiggestellten Massulae schrumpfen etwas zusammen und treten dann an ihren frü' Berührungsstellen etwas auseinander; zugleich zeigen ihre Ka wände Einfaltungen. An der Oberfläche der Massulae, be

an ihrer Aussenseite sieht man die Glochiden; das Plasmodium ist an allen Orten vollständig verbraucht.

Jene eigenartigen Glochiden an den Massulae werden erzeugt, sobald die Einwanderung des plasmodialen Cytoplasma in die Blasen erfolgte. Die Kammerwände in den Anlagen sind zu jener Zeit noch ganz zart und hellbraun wie das umgebende Plasmodium gefärbt. Die Glochiden werden nun, und zwar gleich in voller Grösse, in diesem Plasmodium angelegt. Sie entspringen mit ihrem Stiel dem Kammerwerk der Massulaeanlage und liegen ihr mit ihrem Körper flach an. Allseitig umhüllt sie das Protoplasma des Plasmodiums und wo diese Schicht besonders stark ist, können sich zwei Glochiden kreuzen. Der Stiel der Glochide wird hohl angelegt, das Köpfchen bis auf seinen schirmförmigen Rand solid. Dass übrigens auch dieses solide Köpfchen aus alveolarem, wenn auch sehr engwabigem Cytoplasma hervorgeht, kann man deutlich an den hellen Flecken erkennen, welche das Köpfchen zunächst durchsetzen (Fig. 20, Taf. XVI). So auch erscheint fleckig die Anlage der Stielwandung. Alsbald wird aber diese Wandung sowohl wie das Köpfchen ganz homogen. — Die Färbung der Glochiden macht in den Safranin-Gentiana-Orange-Präparaten genau die nämlichen Wandelungen durch, wie die Färbung der Kammerwände im Innern der Massulae. Dabei vollzieht sich dieser Färbungswechsel nicht gleichzeitig an allen den einzelnen Theilen der Glochide. Zuerst färbt sich die junge Anlage in ihrer ganzen Ausdehnung hellbraun, wie das angrenzende Cytoplasma, dann wird das Köpfchen in seinem soliden Theile bereits violett, während der Stiel und der Köpfchenrand noch braun erscheinen, hierauf hat die Glochide einen in seinem soliden Theile hellgelben Kopf, an diesem einen violetten Rand und ausserdem einen violetten Stiel aufzuweisen. Dann gehen, wie zuvor der solide Theil des Köpfchens, der Köpfchenrand und der Stiel durch Violettroth in Rothgelb und schliesslich in Hellgelb über. Die Kammerwände in den Massulae bleiben, wie wir sahen, bei der Violettfärbung stehen, die Sporenhäute hingegen weisen genau dieselben Phasen der Färbungsänderungen wie die Glochiden auf. In den jungen Mikrosporangien, gleich nach ihrer Trennung, zeigen sie dünne, hellbraune Wände, dann werden diese Wände, indem sie dicker werden, dunkler braun, dann gehen sie durch Braunviolett in Violett über und zeigen sich so in den noch homogenen Gallertblasen. Zur Zeit der Plasmaeinwanderung in die Blasen werden sie

rothviolett, dann gelbroth, und in den reifen Massulae schliesslich hellgelb. So ist doch wohl auch, auf Grund dieser auffallenden Färbungsübereinstimmungen, an der nahen Verwandtschaft der die Sporenhäute, die Kammerwände der Massulae und die Glochiden bildenden Stoffe, einer Verwandtschaft, auf welche wir auch durch die Uebereinstimmung in den früher angeführten Reactionen hingewiesen wurden, nicht zu zweifeln.

Zwischen den Anlagen der Glochiden sind in dem Protoplasma des Plasmodiums noch immer die Zellkerne und ein Theil der amylodextrinhaltigen Stärkekörner zu sehen; nach Fertigstellung der Glochiden ist aber das Plasmodium stark erschöpft und bald mit allen seinen Inhaltsresten verschwunden.

An den von mir früher in frischem Zustande untersuchten Objecten hatte ich festgestellt, dass auch noch in den ersten Stadien der Kammerbildung in den Gallertblasen die ganze Structur verschwindet, wenn die Mikrosporangien in Wasser zerdrückt werden. Erst wenn die Kammerwände sich zu bräunen beginnen, werden sie etwas widerstandsfähiger; schliesslich sieht man die reifenden Massulae etwas in Wasser schrumpfen und die deutlich braune Kammerwand sich in Falten legen.

Das Plasmodium junger Mikrosporangien wird mit Millon's Reagens dunkel ziegelroth gefärbt, die Kammerwände nehmen mit demselben Reagens gleich nach ihrer Anlage bräunlich ziegelrothe Färbung an. Weiterhin schwächt sich diese Reactionsfähigkeit rasch ab. In Javelle'scher Lauge werden die Kammerwände zunächst gelöst, dann beginnen sie zu widerstehen, doch in wirksamer Weise erst, nachdem sie sich bräunten. Die Glochiden schwinden nur in den ersten Stadien ihrer Bildung in Javelle'scher Lauge, dann widerstehen sie, wie das ja auch aus ihrer rasch fortschreitenden, durch die Tinctionsvorgänge beim Dreifarbenverfahren angezeigten Cutinisirung leicht begreiflich wird.

Bevor wir in die principielle Erörterung der bisher festgestellten Thatsachen eintreten und es versuchen, sie unter einheitlichen Gesichtspunkten zu gruppiren, müssen wir in die Behandlung noch einiger anderer Vorgänge eintreten, welche auf dem Gebiete der Membranuntersuchungen zu gegensätzlichen Auffassungen Veranlassung geben. Aus der grossen Zahl der in das Gebiet meiner früheren Erfahrungen fallenden Objecte habe ich zu erneuter Untersuchung nun einige wenige Fälle ausgesucht, die ich so wählte, dass sie eine bestimmte Antwort auf die gestellte Frage ertheilen

mussten. Wenn diese Antwort in entscheidenden Punkten jetzt nicht immer so wie früher ausfiel, so erklärt sich das wohl aus dem Umstande, dass ich über weit vollkommenere Hilfsmittel der Untersuchung jetzt verfügte und dass auch auf Grund meiner erweiterten Erfahrungen die Fragestellung jetzt eine andere wurde. In der That konnte seiner Zeit wohl der Versuch gemacht werden, ein Ergebniss, das in Folge technischer Hindernisse unsicher blieb, einer Theorie entsprechend umzudeuten, die sich auf andere sicher constatirte Thatsachen stützte, jetzt galt es, das neue Object, wenn das Ergebniss seiner Untersuchung ebenso sicher und doch von dem vorangehendem abweichend war, als solches zu acceptiren und nach Gesichtspunkten zu suchen, die auch unter diesen Umständen eine einheitliche Auffassung der ganzen Erscheinung ermöglichen.

Die verhältnissmässig grossen Pollenkörner der *Knautia*-Arten zeigen in ihrer Exine eine schmale, wie aus Stäbchen aufgebaute Schicht, durch welche eine äussere homogene Schicht von einer inneren ebenfalls homogenen getrennt wird. Beide homogenen Schichten sind annähernd gleich stark, jede für sich wesentlich stärker als die sie trennende, hier zunächst als Stäbchenschicht zu bezeichnende Lamelle, ausgebildet.

Die Stäbchenschicht schien mir gerade wegen ihrer geringen Dicke in diesem Falle eine werthvolle Marke für die Orientirung über Anlage und Wachsthum der Pollenhaut abgeben zu können. Ich durfte erwarten, was in der That auch eintrat, dass an sehr dünnen Mikrotomschnitten sich hier ganz sichere Ergebnisse in dieser Richtung würden gewinnen lassen.

Als Untersuchungsobject diente vornehmlich die *Knautia magnifica* Boiss. unseres Gartens und zwar nahm ich diese Species aus dem Grunde, weil sie zur Zeit des Einsammelns des Materials die reichste Auswahl aller Entwickelungszustände darbot. Andre Knautien wurden nur zum Vergleich herangezogen; sie weichen, soweit als ich sie untersuchte, von der erstgenannten Art nicht ab. Alkoholmaterial stellte sich für diese dem Membranstudium dienende Untersuchung als so günstig heraus, dass von anderen Arten der Fixirung alsbald abgesehen wurde. Die Färbung der Schnitte erfolgte mit der ganzen Reihe der von Mangin[1]) für Membranuntersuchung empfohlenen Farbstoffe. Auf die Ergebnisse dieser Färbungen im Einzelnen einzugehen, liegt aber nicht in meiner Absicht, da es

1) Vergl. hierzu mein Botanisches Practicum, III. Aufl., 1897, p. 133 ff., 526 ff.

mir nicht darauf ankam, mit Hilfe dieser Färbungen Anknüpfungspunkte für mikrochemische Schlussfolgerung zu gewinnen, ich sie vielmehr nur anwandte, um die zu beobachtenden Structuren nach Möglichkeit zu verdeutlichen. In dieser Richtung leisteten mir aber Safranin, Methylenblau, Anilinblau und das Dreifarbengemisch die besten Dienste.

Die Exine des reifen Pollenkorns von *Knautia magnifica* (Fig. 25, 26a, Taf. XVI) zeigt sich mit einer grossen Anzahl kleiner und einer weit geringeren Anzahl grösserer Stacheln besetzt. Annähernd in halber Dicke weist sie die schon erwähnte Stäbchenschicht auf. Nach innen von dieser Stäbchenschicht ist sie etwas stärker lichtbrechend als nach aussen. Drei kreisförmige Austrittsstellen kommen jedem Pollenkorn zu. Die Exine zeigt sich an jenen Stellen zu einem nicht cutinisirten Pfropf entwickelt, der aus einer kreisförmigen Scheibe und ihr aufgesetzten keulenförmigen Fortsätzen besteht. Unter der Exine verläuft eine zarte Intine, die sich bei Annäherung an die Austrittsstellen etwas verdickt, unter ihnen ihre grösste Dicke erreicht, sich in sie vorwölbt und den Exinepfropf nach aussen drängt (Fig. 25, 26a, Taf. XVI). An sehr zarten Mikrotomschnitten, die eine mediane Lamelle aus einer Austrittsstelle vorführen, ist der Pfropf öfters so wie in unserer Fig. 25, Taf. XVI durch das Messer von den seitlich angrenzenden Theilen der Exine getrennt worden. An solchen Schnitten lässt sich constatiren, dass die Stäbchenschicht der Exine nicht ganz bis an die Austrittsstellen reicht. Aeusserst zarte, mit Safranin stark tingirte Schnitte lassen den Raum zwischen den Stäbchen leer erscheinen. Zu ähnlicher Vorstellung gelangt man an Schnitten, in welchen das Messer die Aussenschicht der Exine von der Innenschicht innerhalb der Stäbchenschicht trennte und diese nun in Gestalt von Zähnen aus der Aussen- oder Innenschicht hervorragt. Andererseits treten aber die Zwischenräume der Stäbchen nach Anilinblau-Behandlung als blaue Punkte hervor, könnten somit von einer schwach lichtbrechenden, jenen Farbstoff speichernden Substanz erfüllt sein; doch eine solche Erscheinung zeigte sich nur an etwas dickeren Schnitten, an sehr dünnen Stellen der Exine erwiesen sich die Zwischenräume als farblos. Die Stäbchenschicht verbindet im *Knautia*-Pollen die Aussenschicht der Exine mit der Innenschicht und es mag mir aus später zu erörternden Gründen gestattet sein, sie jetzt schon als Anschlusslamelle zu bezeichnen. — In Safraninpräparaten, welche in Canadabalsam eingeschlossen liegen, ist die Intine des

Pollenkorns kaum tingirt, in den mit Anilinblau behandelten Schnitten tritt sie unter gleichen Bedingungen mit schön himmelblauer Farbe hervor.

Bei der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung galt es mir vor Allem festzustellen, wie und wann die Anschlusslamelle, die als Marke für die weiteren Schlussfolgerungen dienen sollte, angelegt wird. Sobald die jungen Pollenzellen sich mit eigener dünner Membran umkleidet haben, schwinden die Mutterzellen auch. Den Ursprung der Pollenhaut will ich hier nicht erörtern, ich komme auf ihre Bildung bei *Althaea* zurück. Die Pollenhaut nimmt an Dicke etwas zu, während die Pollenkörner selbst meniskenförmig werden und die drei späteren Austrittsstellen sich an ihnen schon kenntlich zu machen beginnen. Sie erscheinen als linsenförmige Stellen der Membran und zeichnen sich durch etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen aus. Eine solche Anlage habe ich in Fig. 21, Taf. XVI abgebildet, welche Figur gleichzeitig lehrt, dass auf diesem Zustande die junge Exine noch bei starker Vergrösserung als ein homogenes, beiderseits glatt umschriebenes Häutchen sich zeigt. Von einer Schichtung in demselben ist nichts zu erkennen. Eine solche wird aber schon auf dem nächst folgenden Zustande sichtbar, den unsere Fig. 22, Taf. XVI vorführt. Die Dicke der Membran hat währenddem von eins nur auf anderthalb zugenommen, während das Pollenkorn seine vorhergehende Grösse noch aufweist. Da nun die helle Linie, die in der Membran auftritt, genau in der Mitte liegt und sie in zwei gleich starke Schichten zerlegt, so kann sie nicht die Aussengrenze einer durch Anlagerung neu erzeugten Schicht sein. Diese helle Linie stellt auch nicht etwa bloss die Grenze zwischen der Innen- und Aussenschicht der jungen Pollenhaut dar, denn aus ihr geht weiterhin nachweislich die Stäbchenschicht hervor. Es sei gestattet hier anzunehmen, dass die drei Schichten, die wir nunmehr in der jungen Pollenhaut unterscheiden können, als drei Lamellen nacheinander durch Anlagerung entstanden, ihre Unterscheidung aber erst bei ihrer fortschreitenden Differenzirung möglich wurde. Diese Annahme bleibt unerwiesen, da es ja auch denkbar wäre, dass diese drei Lamellen durch innere Spaltung aus einer einzigen, homogen angelegten Zellhaut hervorgegangen seien. Wir halten die zuletzt ausgesprochene Möglichkeit aber nicht für wahrscheinlich, weil sie an keinem Object bis jetzt sicher nachgewiesen ist, während für Schichtenbildung durch Anlagerung zahlreiche Belege existiren. — Das ganze fernere Flächen-

und Dickenwachsthum der Exine von *Knautia magnifica* beruht nun auf dem Flächen- und Dickenwachsthum der drei in jener jungen Zellhaut bereits angelegten Membranlamellen. Was das sagen will, lehrt der Grössenunterschied eines jungen Pollenkorns, in dessen Zellhaut sich die Schichten eben sicher nachweisen liessen, und des reifen Pollenkorns. Ich habe, um das Verhältniss recht anschaulich zu machen, ein solches junges Pollenkorn (Fig. 26b, Taf. XVI) in das reife (Fig. 26a, Taf. XVI) hineingezeichnet. Da während der ganzen Entwickelung die zur Stäbchenschicht sich ausbildende Anschlusslamelle als Marke dient, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass das Wachsthum aller drei Schichten durch Intussusception erfolgt. Im Besonderen ist eine andere Art des Wachsthums für die Aussenlamelle und die Anschlusslamelle kaum denkbar, während für die Innenschicht Dehnung und Anlagerung immerhin möglich bleiben. Wie sich die Wachsthumsverhältnisse im Einzelnen gestalten, habe ich durch Zeichnung kleiner Stücke der Exine in den Fig. 23 und 24, Taf. XVI zur Anschauung gebracht. Das was ich hier aber gezeichnet habe, kann ich in jeder Weise vertreten, denn die Bilder, welche die zarten und entsprechend tingirten Mikrotomschnitte boten, waren nicht minder bestimmt und scharf wie meine Zeichnungen. Das gestattete hier die volle Sicherstellung von Beobachtungen, die früher eine verschiedene Auslegung zuliessen und demgemäss auch von verschiedenen Forschern in verschiedener Richtung ausgelegt wurden. — Die erste Anlage der Stacheln an der Oberfläche der Exine stellt sich kurz vor dem in Fig. 23, Taf. XVI dargestellten Zustande ein. Um diese Zeit sind die Tapetenzellen noch nicht zwischen die Pollenkörner eingewandert und ihre directe Betheiligung an jener Stachelbildung ausgeschlossen [1]). Da thatsächlich durch nachträgliche Einlagerung die Exine so bedeutend in die Fläche und in die Dicke wachsen kann, so liegt auch kein Grund mehr vor, nach einem anderen Wachsthumsvorgange für die Anlage und die Ausbildung der Stacheln auf der

---

1) In einer 1886 erschienenen Arbeit über die Entwickelungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachsthum der Membran durch Intussusception (Christiania Videnskabs-Selskabs Forhandlinger 1886, No. 5) suchte N. Wille bereits das Intussusceptionswachsthum der Exine dadurch zu stützen, dass er darauf hinwies, dass bei *Armeria vulgaris* die äusseren Auswüchse der Exine eine bedeutende Grösse erreichen, bevor die Membran der Mutterzelle gelöst wird (l. c., p. 20). Im Uebrigen verweise ich auf die Literatur zu den Pollenkörnern in meinem Buch: Ueber das Wachsthum der Zellhäute, 1889, p. 36 ff.

Exine zu suchen. Eine besondere Frage wirft sich dann freilich auf, und zwar die, wie ein solcher Wachsthumsvorgang zur Anlage specifischer Gebilde, die für bestimmte Gattungen und Arten oft charakteristisch sind, führen kann. Auch diese Frage wollen wir erst beim *Althaea*-Pollen erörtern. — Gleichzeitig mit dem Flächen- und Dickenzuwachs der übrigen Exine vollzieht sich die Bildung der keulenförmigen Auswüchse an den Austrittsstellen, die uns als linsenförmige Gebilde an den jungen Pollenkörnern entgegengetreten waren. Das in Fig. 24, Taf. XVI dargestellte Stück der Exine schliesst eine Austrittsstelle ein und zeigt die Entwickelung, welche die Exine an einer solchen Stelle durchmacht. Auch hier hatte der Schnitt den Exinepfropfen beiderseits von der übrigen Exine abgetrennt.

Die so oft schon untersuchten Pollenkörner der Malvaceen sollten, wegen ihrer starken Stachelbildung, das zweite Beobachtungsobject für diese neu aufgenommenen Untersuchungen abgeben. Ich hielt mich diesmal an *Althaea rosea*, zog ausserdem ältere Präparate anderer Malvaceen zum Vergleich heran[1]).

Die Erscheinungen, welche die fixirten Präparate bei Anlage der polleneigenen Wände hier oft bieten[2]), waren wohl geeignet, mich in der Vorstellung zu bestärken, dass es die Hautschicht des jungen Pollenkorns selbst sei, welche sich in jene Zellhaut verwandle. Denn oft bleibt der contrahirte Protoplast des jungen Pollenkorns mit der eben angelegten Zellhaut durch ganz feine Cytoplasmafäden verbunden, ohne eine scharfe Abgrenzung zu zeigen. Doch es ist das eben keine andere Erscheinung, als die, welche seinerzeit Pringsheim's Schlussfolgerungen beeinflusste und die uns auch bei der Zellhautbildung an freigelegten Protoplasmamassen bei *Vaucheria* entgegentrat, dass nämlich der Protoplast im ersten Augenblick nachdem er eine neue Zellhaut oder Zellhautschicht erzeugte, stark an derselben haftet. Unter meinen jetzigen mikrotomisirten Präparaten gelang es unschwer solche zu finden, welche dem in Fig. 27, Taf. XVI dargestellten Bilde entsprachen und den Protoplasten stellenweise ganz glatt von der noch äusserst

---

1) Ich beschränke mich im Folgenden auf die Schilderung jener Vorgänge, die für mich jetzt besonders in Betracht kommen, füge auch nur das Nothwendigste an Abbildungen bei, bitte im Uebrigen mein Buch: Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, p. 86—91, und Taf. V, Fig. 1—22 und Taf. VI, Fig. 23—26, sowie mein Buch: Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute, p. 58—62 zu vergleichen.

2) l. c., Taf. V, Fig. 3.

zarten, ersten Zellhautanlage abgelöst zeigten. — Die junge Zellhaut nimmt nun an Dicke zu und alsbald wird in ihr eine mittlere Lichtlinie bemerkbar (Fig. 28, Taf. XVI). Es ist, aus den bei *Knautia* angeführten Gründen, anzunehmen, dass auch hier die Bildung von drei sehr zarten Lamellen nacheinander erfolgte, so dass die mittlere Lamelle, die sich als hellere Linie später zu markiren beginnt, als Anschlusslamelle auch hier vorgebildet war. Aus dieser mittleren Lamelle geht bei *Althaea* wie bei *Knautia* eine Stäbchenschicht hervor. Die Verhältnisse würden sich bei *Althaea* genau ebenso wie bei *Knautia* gestalten, wenn die drei angelegten Lamellen durch nachträgliche Ernährung bis zur definitiven Dicke der reifen Exine herauswüchsen. Das ist nun bei *Althaea* aber nicht der Fall. Sie wachsen zwar nachträglich bedeutend in der Fläche, bleiben aber verhältnissmässig dünn. Im Besonderen wird die an der Innenseite der Anschlusslamelle gelegene Innenlamelle so schwach ernährt, dass man sich von ihrer Existenz schliesslich nicht mehr sicher überzeugen kann. Der Stoff, der bei *Knautia* zur Verstärkung der zuerst angelegten Wand Verwendung findet, dient bei *Althaea* zur Bildung einer besonderen Verdickungsschicht. Doch bevor noch diese erzeugt wird, beginnt an der Aussenseite der Pollenhaut die Anlage der Stacheln, die wie Vorstülpungen der Aussenschicht dieser Haut erscheinen (Fig. 29, Taf. XVI). Zugleich zeigt sich der Protoplast von der Haut in regelmässigen Abständen zurückgezogen und nur durch zapfenförmige Fortsätze mit ihr verbunden. Die Fig. 29, Taf. XVI führt uns diesen Zustand an einem medianen Querschnitt durch das junge Pollenkorn, die Fig. 30, Taf. XVI einen Protoplasten auf gleichem Entwickelungszustande in der Aufsicht vor. Soweit eine Sicherstellung möglich ist, werden die Stacheln an der Exine über denjenigen Stellen angelegt, von welchen der Protoplast sich zurückgezogen zeigt (Fig. 29). Es mag auf diesem Entwickelungszustand auch schon die Bildung der Verdickungsschicht der Exine an denjenigen Stellen begonnen haben, an welchen der Protoplast der Pollenhaut nicht anliegt, und die starke Quellbarkeit jener Substanz die Veranlassung seines Zurücktretens von der Pollenhaut in dem fixirten Material gewesen sein. Diese Erscheinung erfährt alsbald eine Steigerung und im Besonderen führen uns alsdann jene Präparate, welche die Paraffineinbettung und dreifache Färbung durchgemacht haben, die Protoplasten der jungen Pollenkörner stark contrahirt vor und entweder von dickeren protoplasmatischen Fortsätzen, die regelmässig an der

Wand vertheilt sind, abgetrennt, oder mit der Wand durch feine Fäden verbunden, zu welchen jene protoplasmatischen Fortsätze ausgedehnt werden. Die jungen Pollenkörner nehmen während dem dauernd an Grösse zu. Die Verbindungsstellen des Protoplasten mit der Pollenwand bezeichnen die Stellen, an welchen die Verdickung der Exine unterbleibt. Es folgt der Zustand, in welchem die Verdickungsschicht der Exine an Consistenz soviel gewonnen hat, dass sie in den Präparaten sich nachweisen lässt. Zunächst ist sie freilich noch so durchscheinend und so schwach conturirt, dass man sie nur bei sehr sorgfältiger Beobachtung erkennt. So war es in dem durch unsere Fig. 31, Taf. XVI vorgeführten Falle. Die protoplasmatischen Fortsätze erschienen alsdann in den Präparaten aus den ausgesparten Poren bereits zurückgezogen. Die Stacheln an der Exine sind auf diesem Entwickelungszustande immer noch verhältnissmässig klein; es sitzen ihnen jetzt häufig kleine Körnchen an, welche eine ihnen gleiche Lichtbrechung zeigen (Fig. 31, Taf. XVI). Die Stäbchenschicht markirt sich schon deutlich. Erst jetzt geben die Tapetenzellen ihre Selbstständigkeit auf, um zwischen die Pollenkörner einzuwandern. Diese, deren Inhalt durch Anlage der starken Verdickungsschicht der Exine sehr erschöpft wurde, beginnen sich mit Protoplasma wieder anzufüllen. Während dem nimmt ihr Durchmesser noch immer zu. Die Stacheln wachsen gleichzeitig zu ihrer definitiven Grösse an, wobei man beobachten kann, dass sie an ihrer Oberfläche dichter als im Innern bleiben und erst mit ihrer Fertigstellung eine gleichmässige Dichte erlangen. Während der vorerwähnten Grössenzunahme der Pollenkörner wird die Verdickungsschicht der Exine etwas dünner. Ist ihre Dickenabnahme auf Dehnung zurückzuführen oder nur der Ausdruck dafür, dass sie jetzt weiter noch an Quellungsfähigkeit abnahm, das mag dahingestellt bleiben. Dass sie in ihrer Constitution inzwischen eine Aenderung erfuhr, zeigt der Umstand an, dass sie in ungefärbten Präparaten zuvor farblos, jetzt gelb erscheint. Noch vor der völligen Ausfüllung des Pollenkorns mit Protoplasma wird die zunächst sehr stark quellbare Intine angelegt[1]). Sie zeigt sich unter den Austrittsstellen linsen-

---

1) Einige irrige Angaben über das Fehlen der Intine beziehungsweise ihre eingeschränkte Bildung bei anderen Pollenkörnern in meinem Buche: Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute, auf welche zuerst Mangin (Bull. de la soc. bot. de France, T. XXXVI, p. 274), dann Hugo Fischer (Beitr. z. vergl. Morph. d. Pollen-

förmig verdickt und ragt papillenförmig in die Austrittsstellen hinein. Die Mikrotomschnitte durch fertige Pollenkörner waren stellenweise so zart, dass sie nicht die Dicke des Durchmessers der Austrittsstellen der Exine erreichten, den Schnitt somit an Stellen, wo eine Austrittsstelle median getroffen worden war, unterbrochen zeigten (Fig. 32, Taf. XVI). Da liess sich denn unschwer Einblick in den feineren Bau der Exine gewinnen, wie er durch unsere Fig. 32, Taf. XVI vorgeführt wird. Die nach aussen die Stäbchenschicht deckende Membranlamelle ist sehr zart, sie geht auf die Stacheln über, deren Füllmasse an der Basis gegen die Stäbchenschicht etwas vorgewölbt erscheint. An ihrer Innenseite scheinen die Stäbchen direct der Verdickungsschicht der Exine aufzusitzen, eine messbar dicke Lamelle, die sie besonders abgrenzt, lässt sich nicht mehr unterscheiden. Die Verdickungsschicht ist ohne erkennbare Schichtung. Sie erscheint in ungefärbten Schnitten gelblich, die Aussenschichten mit den Stacheln farblos, die Stacheln etwas stärker lichtbrechend als die angrenzenden Theile. Ueber den Austrittsstellen sind nur Membranreste zu erkennen. An diesen Stellen wurden die Aussenschichten der Exine nicht ernährt und schliesslich bei der letzten Vergrösserung der Pollenkörner, die mit einer entsprechenden Erweiterung der Austrittsstellen verbunden ist, durchbrochen. Der Intinezapfen, der sich in die Austrittsstelle vorwölbt, wird dafür, um ihm den fehlenden Schutz der Exine zu ersetzen, mit einer kleinen cutinisirten Kappe versehen (Fig. 32, Taf. XVI); zum Mindesten lässt sich aus dem Verhalten gegen Farbstoffe auf eine entsprechende Veränderung des Membranstoffes an dieser Stelle schliessen. Nicht selten trennt an den zartesten Stellen der Schnitte das Messer die Aussenlamelle der Exine von der Verdickungsschicht. Diese Aussenlamelle nimmt die Stäbchen der Stäbchenschicht mit, die hier auch als freie Zähne nunmehr aus ihr hervorragen. Substanz zwischen den Stäbchen ist nicht nachzuweisen.

Die Entwickelungsgeschichte hat nun in unzweifelhafter Weise gezeigt, dass das Wachsthum und die Ausgestaltung der Exine des *Knautia*- und *Althaea*-Pollens ohne Substanzeinlagerung nicht vorstellbar ist. Zu diesem Ergebniss war ich auch schon 1889, bei

---

körner, Breslauer Inaug.-Diss., 1890) hinwies, habe ich seitdem richtig zu stellen gesucht in meinem kleinen bot. Practicum, II. u. III. Aufl., 1893 u. 1897 und dem grossen bot. Practicum, III. Aufl., 1897, XXVIII. Pensum.

meinen Untersuchungen „über das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute“ gelangt. Ich nahm eine Einwanderung lebendiger Substanzmassen vom Protoplasten aus in die Exine an, weil ich mir nicht anders ihre specifische Ausgestaltung zu erklären vermochte. In der That waren damals und sind auch, wie mir scheint, für den Augenblick, nach dem Stand unseres Wissens, nur gewisse Möglichkeiten vorhanden, unter welchen wir eine Deutung der beobachteten Entwickelungsvorgänge versuchen können. Entweder ist der Membranstoff selbst lebendig und daher befähigt, nach erblich fixirten, in ihm selbst sich auslösenden Vorgängen eine Gestaltung zu vollziehen, oder dieser Membranstoff ist leblos und seine Ausgestaltung vollzieht sich nach rein physikalischen Gesetzen, die eine ererbte Organisation nicht verlangen und mit einem Krystallisationsvorgang etwa zu vergleichen wären, der auch ausserhalb des Organismus, unter denselben Bedingungen, sich in gleicher Weise vollziehen würde, — oder endlich der Membranstoff selbst ist todt, doch die in Entwickelung begriffene Zellhaut von lebendiger Substanz durchsetzt.

Dass die eigentlichen Zellhautstoffe lebendige Substanzen sein sollten, muss wohl heut als ausgeschlossen gelten. Hingegen versuchte Wiesner 1886[1]) die Membran als lebendes protoplasmaführendes Gebilde hinzustellen. Die Zellhaut sollte nach ihm einen netzförmigen Bau besitzen, aus kleinen, runden, organisirten Gebilden, den Dermatosomen, bestehen, die so lange als die Zellhaut wächst, durch zarte Protoplasmazüge verbunden sind. Das musste einen Eiweissgehalt der Zellwand bedingen, den Wiesner und seine Schüler nachzuweisen suchten, gegen den sich aber andere Forscher wandten[2]). Ich selbst erklärte mich auch, in dem 1889 erschienenen Werke über das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute, gegen den constitutionellen Plasmagehalt der Membranen, trat aber für die Annahme ein, dass in Membranen, welche weiter formative Veränderungen erfahren, Cytoplasma einwandere. Eine Stütze für diese Annahme bildeten für mich im Besonderen solche Beispiele, wie ich sie jetzt im *Knautia*- und *Althaea*-Pollen einer erneuerten Prüfung unterwarf. Bei solchen Membranen, die nach ihrer Bildung

1) Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsber. d. Wiener Akad., 1886, Bd. XCIII, I. Abth., p. 17; auch Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz, 1892, p. 143 ff.

2) Vergl. im Besonderen: Correns, Ueber die vegetabilische Zellmembran. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVI, 1894, p. 587.

eine weitere formative Veränderung nicht erfahren, beispielsweise den Lamellen einer geschichteten Cellulosehaut, sah ich keinen Grund, das Fortbestehen lebendiger Substanz anzunehmen, und fand es daher auch ganz verständlich, dass die mikrochemischen Untersuchungen keine eiweissähnlichen Reactionen in solchen Membranen nachzuweisen vermochten. Zwar glaubte ich damals, dass auch solche Membranen durch directe Umwandlung der Hautschicht des Cytoplasma entstehen, doch diese Umwandlung vollzog sich, meiner Ansicht nach, bei ihrer Entstehung, und von da an waren nur noch todte Membranstoffe gegeben. Auch gegen meine Auffassung vom Einwandern lebendiger Substanz in die sich weiter ausgestaltenden Membranen wurden Bedenken erhoben[1]) um so mehr, als ich selbst zugegeben hatte, dass die wirklich eintretenden, dem Verhalten von Eiweisskörpern entsprechenden Reactionen in solchen Membranen, sehr wohl eine andere Deutung erfahren könnten, da sie meist nicht als entscheidende Eiweissreactionen gelten können[2]). Ich gebe vollkommen zu, dass die für den Nachweis des zeitweiligen Cytoplasmagehalts in solchen Membranen von mir angewandten Mittel nicht beweiskräftig sind, glaube aber trotzdem, dass die von mir seiner Zeit ausgesprochene Ansicht noch immer einige Wahrscheinlichkeit für sich habe. Waren auch die angewandten Reactionen als solche nicht massgebend, und konnten sie von anderen Körpern als von Eiweisskörpern herrühren, ist es des Weiteren auch Thatsache, dass sie vielfach von anderen Körpern stammen, so war doch immerhin nicht ausgeschlossen, dass sie in den gegebenen Fällen Cytoplasma anzeigten. Das Einwandern von Cytoplasma in solche Membranen anzunehmen, bleibt noch immer ein guter Grund vorhanden. Da fällt der Vergleich mit *Azolla* vor Allem schwer in's Gewicht. Bei *Azolla* kann doch nach meiner erneuerten, hier niedergelegten Untersuchung, kein Zweifel mehr darüber bestehen, dass eine wirkliche Umwandlung des in die Gallertblasen einwandernden Cytoplasma in Membranstoff erfolge. Diese Umwandlung vollzieht sich aber, wie wir das sehen konnten, ganz entsprechend den Veränderungen, welche die Exine der Pollenkörner und Sporen während ihres Reifens durchmacht. Wie Mangin

---

1) Correns, Ueber die veget. Membran. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVI, 1894, p. 654.

2) Vergl. hierzu: Klebs, Botan. Zeitung 1887, p. 697. — Alfred Fischer, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1887, p. 423. — Correns, l. c., besonders p. 608 ff.

zuerst zeigte[1]), ergeben die Reactionen für die junge, eben angelegte Exine der Pollenkörner eine Zusammensetzung aus Pectinverbindungen, dann stellen sich in der wachsenden Membran der Reihe nach jene Reactionsänderungen ein, wie wir sie an dem sich in cutinartige Substanz verwandelnden Cytoplasma der Massulaanlagen von *Azolla* beobachtet haben. Bei *Azolla* wird auf solche Weise durch Umwandlung des Cytoplasma ein Stoff erzeugt, der in seinen Reactionen den Exinestoffen der Pollenkörner und Sporen entspricht; da hat man doch wohl Grund, jenen unzweifelhaften Befund als Erklärungsversuch auch bei dem mit Gestaltungsvorgängen verbundenen Auftreten dieser Stoffe in den Exinen zu verwenden. Wollen wir dies nicht thun, so stehen wir vor der schwierigen Aufgabe, auf dem Wege rein physikalischer, den Infiltrationen und Incrustationen vergleichbarer Vorgänge, Gestaltungen zu erlangen, welche specifische Merkmale bestimmter Gattungen und Arten ausmachen. Auch Wiesner hat darauf hingewiesen, dass Ungleichmässigkeiten im Wachsthum der Zellhäute die Anwesenheit lebender Substanz in denselben fordern[2]); doch das weist Correns[3]) zurück mit dem Satze: „Was die Bildung von Stacheln, Höckern etc. an Haaren anbetrifft, so ist gar nicht zu verstehen, warum sie nicht bei stärkerer localer Ernährung vom Plasma aus, das der auswachsenden Stelle anliegt, durch molekulares Intussusceptionswachsthum zu Stande kommen könne. Etwas anderes wäre es freilich, wenn wir z. B. scharf bestimmte Höcker auf Lamellen auftreten sehen würden, die, aus dem Contact mit dem Plasma gerückt, weiter wachsen.“ Es lässt sich in der That vorstellen, dass rundliche Höcker an der Aussenfläche der Membranen einer bevorzugten localen Ernährung der Wand ihre Entstehung verdanken können, für Höcker an Haaren ist dies meist sogar wahrscheinlich; dass dies für die specifischen Bildungen an der Aussenflächen der Exinen der Fall sein sollte, ist aber, zum Mindesten auf dem in Betracht gezogenen Wege, unwahrscheinlich. Es liesse sich zwar aus später anzuführenden Gründen annehmen, dass die leblosen Substanztheilchen, beispielsweise bei *Althaea*, den Weg durch die bereits stark verdickte, aus verschiedenen Schichten bestehende Exine einschlagen, um bis in die Stachelanlagen zu

1) Observations sur le développement du Pollen. Bull. de la soc. bot. du France, T. XXXVI, 1889, p. 391.

2) Die Elementarstructur, 1892, p. 154.

3) l. c., p. 650.

gelangen und zu ihrer Grössenzunahme beizutragen, doch wie sollte ein solcher Vorgang es veranlassen können, dass an dem einen Pollen spitze Stacheln von charakteristischer Gestalt und Grösse, an dem anderen kegelförmige Gebilde, an noch anderen kunstvolle Kämme und Leisten von specifischer Ausbildung entstehen. Man müsste denn zu bestimmten, an Krystallisationsvorgänge anschliessenden Processen seine Zuflucht nehmen. In der That hat ja im Besonderen Arthur Meyer[1]) zu begründen gesucht, dass der Bau der Stärkekörner auf einen unter ganz bestimmten Bedingungen sich vollziehenden Krystallisationsvorgang zurückzuführen sei. Doch bei den Stärkekörnern handelt es sich bei dieser Annahme im Wesentlichen nur um die Erklärung einer radialen Structur und einfachen Schichtung, während an der vielgestaltigen Oberfläche der Pollenkörner und Sporen noch ganz andere Gestaltungsvorgänge in Frage kommen. Wir werden uns später mit der Frage beschäftigen, ob die Arthur Meyer'schen Vorstellungen auch zur Erklärung der Schichtung der Membranen herangezogen werden können, dass sie auf die Gestaltungsvorgänge an Exinen ihre Anwendung finden sollten, dazu fehlen bis jetzt die Anknüpfungspunkte. Da liegt es zunächst also wohl näher, mit unseren Erklärungsversuchen an einen näher stehenden, sicher erwiesenen Vorgang anzuknüpfen, so wie er uns thatsächlich bei der Bildung des Kammerwerks und der kunstvollen Glochiden der *Azolla* entgegengetreten ist, einer directen formativen Betheiligung des lebenden Cytoplasma an dem Gestaltungsvorgang. Im Uebrigen kann man sich aber auch, so weit man es vorzieht, auf den Standpunkt stellen, dass die empirischen Grundlagen zu einem Verständniss der in Betracht kommenden Vorgänge nicht ausreichen und auf jeden weiteren Erklärungsversuch von vornherein verzichten.

Ich unterliess es bis jetzt, für das Eindringen lebendiger Substanz in die wachsenden Exinen das oft beobachtete feste Anhaften des Protoplasten an denselben zu verwerthen. In der That haben wir aber Fälle beobachtet, in welchem der Protoplast bei seiner Contraction von den Fortsätzen abriss, mit denen er die Wand berührte, oder diese Fortsätze zu langen Fäden streckte, während sie an der Wand mit ihren Enden haften blieben. Ich legte bis jetzt keinen Nachdruck auf diese Wahrnehmung, weil sie

1) Untersuchungen über die Stärkekörner, 1895.

sehr verschiedene Deutung zulässt, ausserdem ein festes Anhaften des Protoplasten oft auch an solchen eben erzeugten Membranlamellen nachzuweisen ist, die eine weitere Ernährung von ihm nicht beanspruchen. Auch kann sich ja der Protoplast bei der Plasmolyse in anderen Fällen glatt von solchen Membranen ablösen, durch welche er zahlreiche Fortsätze nach den Nachbarprotoplasten entsendet, so dass seine glatte Ablösung nicht beweist, dass jede lebendige Verbindung zwischen ihm und dem Innern der gegebenen Membran fehle.

Die früheren Gegensätze über die Ursachen jener Schichtung, welche sowohl den Membranen als auch den Stärkekörnern eigen ist, dürfen wohl als gehoben gelten. Ich kehre zu diesem Gegenstande zurück, nicht um dies zu constatiren, sondern um weitere Angaben und Erörterungen anzuknüpfen.

Zunächst möchte ich darauf hinweisen, dass es scheinbar homogene Membranen, selbst von nicht unbeträchtlicher Dicke, giebt, in welchen es durch Anwendung von Quellungsmitteln erst gelingt, einen lamellösen Bau nachzuweisen; dass es dann andere giebt, in welchen sich nur stellenweise in unregelmässigen Abständen einzelne Lamellen schärfer zeichnen, dazwischen andere nur schwach hervortreten, beziehungsweise auch erst bei Anwendung von Quellungsmitteln sichtbar werden; dass es geschichtete Membranen giebt, die in einzelnen Schichten eine deutliche Lamellirung erkennen lassen, während sie in anderen ebenso dicken Schichten nichts von ihr zeigen, dass endlich manche Membranen eine äusserst regelmässige, überall gleich deutliche Schichtung oder auch eine gleichmässig deutliche Lamellirung aufweisen. In Membranen mit so deutlicher Schichtung oder Lamellirung tritt dann oft auch scharf eine regelmässige Abwechselung dickerer, heller erscheinender, dichterer, und dünnerer, dunkler erscheinender, weniger dichter Schichten auf. — Als Beispiele für mangelhafte Schichtung bei beträchtlicher Dicke möchte ich an die stark verdickten Endosperme vieler Monokotylen erinnern; als Beispiele für unregelmässige Schichtung auf manche stark verdickte Steinzellen hinweisen; als ein Beispiel für ungleich deutliche Lamellirung verschiedener Schichten bestimmte Bastfasern nennen[1]), endlich für besonders regelmässige Schichtung die oft untersuchten Markzellen von *Clematis* anführen. — Unter Umständen

1) Krabbe, Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVIII, 1887, p. 375.

können aufeinander folgende Schichten in verhältnissmässig losem Zusammenhange stehen, so dass sie beim Schneiden durch das Messer von einander getrennt werden, so häufig in Sklerenchymfasern.

Es ist für die hier in Betracht kommende Art von Membranen, wenn sie bei einiger Dicke homogen erscheinen, wohl in keinem Falle anzunehmen, dass sie diese Homogenität einem ununterbrochenen Appositionswachsthum verdanken. Ihre Homogenität ist vielmehr nur eine scheinbare, wie sich das auch in vielen Fällen mit Quellungsmitteln, welche eine Lamellirung sichtbar machen, wo sie zuvor verborgen blieb, bestimmt nachweisen lässt. Bei der Einkapselung des Protoplasma in den erweiterten Stellen in der Sklerenchymfaser von Asclepiadeen und Apocyneen werden oft an den Enden der Erweiterung getrennte Membrankappen angelegt, die sich an den Seiten der Erweiterung in Membranschichten fortsetzen, in welchen sie als besondere Lamellen nicht mehr unterscheidbar sind. Da nicht zu bezweifeln ist, dass jede isolirte Kappe an den Enden der Erweiterung der Neubildung einer Membranschicht um den ganzen Protoplasten entspricht, so ist damit auch der Nachweis erbracht, dass eine homogen erscheinende Schicht aus mehreren nacheinander erzeugten Lamellen bestehen kann[1]).

Eine wirklich homogene Membranschicht von grösserer Dicke pflegt nur zu entstehen, wenn eine Membranlamelle, so wie wir es in der Exine der Pollenkörner fanden, nachträglich durch Substanzeinlagerung verdickt wird. Wo eine nachträgliche Substanzeinlagerung also nicht erfolgt, da bleiben die einzelnen Membranlamellen der Zellhaut stets dünn, da erfahrungsgemäss die Verdickung der Zellhaut ebenso wie der Stärkekörner mit Unterbrechungen erfolgt und jeder einzelne Bildungsvorgang nur eine verhältnissmässig kurze Zeit andauert. Jede Membranlamelle stellt dann die ohne Unterbrechung vollzogene Anlagerung von Membrantheilchen in centripetaler Richtung aneinander vor, denn dass sie je einem Umbildungsvorgang der Hautschicht des Protoplasten in eine neue Membranlamelle entsprechen sollte, erscheint uns jetzt ausgeschlossen.

Augenscheinlich können an manchen Zellhäuten die einzelnen Bildungsvorgänge mit grösserer Regelmässigkeit aufeinander folgen und gleich lange andauern, so dass sie Lamellen von überein-

---

1) Krabbe, l. c., p. 383 ff.

stimmender Dicke liefern. Die Abwechslung der dünneren, weniger dichten Lamellen mit dickeren, dichteren, die an solchen Objecten besonders auffällig ist, kehrt aber auch in anderen, wenn auch mit geringerer Regelmässigkeit zu allgemein wieder, als dass sie nicht einen allgemeineren Grund haben sollte.

Ich habe versucht, an den Markzellen von *Clematis*, es war *Clematis Vitalba*, die eine sehr regelmässige Schichtung zeigen, mir über die Ursachen dieser Schichtung ein Urtheil zu bilden[1]). Ich hegte nicht ohne Grund die Hoffnung, dass so zarte Schnitte wie sie jetzt aus den in Paraffin eingebetteten Objecten zu gewinnen sind, auch hier neue Aufschlüsse ergeben könnten. Um das relativ harte Object nach Wunsch schneiden zu können, wurde die Einbettung nicht wie gewöhnlich in Paraffin von 52° C. Schmelzpunkt, sondern in solches von 58° C. vorgenommen. Es gelang auf diese Weise in der That, einzelne ganz ausserordentlich zarte Schnitte zu gewinnen, in welchen das Messer dann auch stellenweise die einzelnen Schichten der Zellhaut von einander trennte. Das machte oft die Bilder besonders instructiv. Die Schnitte wurden in verschiedener Weise gefärbt und in verschiedenen Medien eingeschlossen, unter welchen Glycerin-Gelatine sich für den Zweck der Untersuchung als am geeignetsten erwies. An sehr zarten Schnitten, nach welchen unsere Fig. 33 und 34, Taf. XVI ausgeführt sind, war eine regelmässige Abwechslung dickerer, dichterer und dünnerer, weniger dichter Schichten festzustellen. Wie Quellungsmittel erweisen, sind die dickeren Schichten hier aus einer grösseren Anzahl von Lamellen gebildet, die aber ohne Quellung auch an den dünnsten Schnitten nicht zu unterscheiden sind. Die dünneren Schichten sind sicher einfache Lamellen, die an besonders günstigen Stellen der Schnitte Stäbchenbau verrathen. Man wird nothgedrungen zu einem Vergleich mit jenen Stäbchenschichten angeregt, die durch weitere Ernährung in den Exinen eine verhältnissmässig so starke Ausbildung erlangen können. Hier behalten sie die Stärke, die sie bei ihrer Anlage hatten. Ich halte sie für Anschlusslamellen und habe auf Grund dieser Vorstellung auch schon diese Bezeichnung bei den Pollenkörnern gewählt. Niemals weist die Membran an ihrer Innenseite eine solche Anschlusslamelle auf, und ich folgere daraus, dass die Bildung jeder neuen Verdickungsschicht nicht mit der Anlage

1) Vergl. hierzu meine ältere Darstellung im Bau und Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 10 ff.

einer solchen Anschlusslamelle abschliesst, vielmehr mit ihr beginnt. Sie mag die Verbindung mit der vorausgehenden Verdickungsschicht erleichtern, einen Anschluss, der unter Umständen trotzdem unvollkommen bleibt. Denn das Messer trennt auch bei *Clematis* an der dünnsten Stelle der Schnitte oft die aufeinander folgenden Verdickungsschichten an der Anschlusslamelle, so zwar, dass sie von der vorausgehenden Schicht getrennt wird, mit derjenigen, für welche sie den Anschluss bildete, aber verbunden bleibt. An dünnen Schnitten ist zu constatiren, dass die innerste der vorhandenen Verdickungsschichten stärker lichtbrechend wie die übrigen ist. Es handelt sich dabei nicht um die innerste Lamelle der innersten Verdickungsschicht allein, sondern um diese ganze Verdickungsschicht, von der letzten Anschlusslamelle an (Fig. 33, 34, Taf. XVI). Diese innerste Verdickungsschicht würde somit nach der üblichen Bezeichnungsweise hier als Grenzhäutchen zu gelten haben; dagegen war meine frühere Deutung der Anschlusslamellen, die ich für Grenzhäutchen der einzelnen Verdickungsschichten hielt, unzutreffend. Es handelt sich dabei entschieden um verschiedene Dinge. — Bei vorsichtiger Quellung der zarten Mikromschnitte in Schwefelsäure gewinnen die dichteren Verdickungschichten bedeutend an Volumen, in radialer und tangentialer Richtung, und es wird in denselben mehr oder weniger deutlich der schon erwähnte lamellöse Bau sichtbar. Die Anschlusslamellen nehmen an Dicke nicht zu und zeichnen sich dann als dünne Häutchen scharf zwischen den dicken Schichten. Während diesen Anschlusslamellen radiale Quellung abgeht, quellen sie in tangentialer Richtung noch stärker als die dichteren Verdickungsschichten. Das hat zur Folge, dass sie sich in Falten legen. Hat die Quellung eine Durchbrechung der Zellhaut an irgend einer Stelle veranlasst, so tritt die verschiedene Quellungsart der Lamellen besonders deutlich hervor. Die Anschlusslamellen treten dann in Folge ihrer stärkeren tangentialen Quellung mehr oder weniger an der Durchbruchsstelle vor. Dabei fällt in günstigen Fällen auf, dass jede Anschlusslamelle die ihr nach innen folgenden Verdickungslamellen mit aus der Durchbruchstelle hervorzieht, während sie an der innersten Lamelle der nächst äusseren Verdickungsschicht vorbeigleitet. Sie hängt somit, wie diese Erscheinung von Neuem zeigt, viel inniger mit den nach innen folgenden Lamellen, für die sie den Anschluss bildet, als mit der vorausgehenden zusammen. Da die Anschlusslamelle die ihr nach innen folgenden Lamellen der Verdickungsschicht um so

stärker hervorzieht, je näher sie ihr liegen, so gleicht der Durchbruchsrand in solchen Fällen einer Säge, deren Zähne nach innen schräg, nach aussen gerade abfallen. — Bei mässig starker Einwirkung von Schwefelsäure, die eine Quellung, nicht aber eine Lösung der Verdickungsschichten veranlasste, erscheinen die Anschlusslamellen meist deutlich granulirt. Sie bilden körnige Häutchen, die sich etwas stärker als die anderen Verdickungslamellen bräunen. Während der Quellung ist sicher zu constatiren, dass die innerste Verdickungsschicht, auch wenn sie nach Abschluss der Vegetationszeit fertig gestellt ist und an Dicke den anderen gleicht, keine Anschlusslamelle an ihrer Innenseite zeigt. Man muss während der Quellung selbst beobachten, weil späterhin Täuschungen durch das Aussehen des an die Innenschicht grenzenden protoplasmatischen Wandbelags veranlasst werden können. — Wie schon bemerkt wurde, treten bei der Quellung in Schwefelsäure in den durch scharf gezeichnete Anschlusslamellen getrennten Verdickungsschichten mehr oder weniger deutlich gesonderte Lamellen hervor. Die Abgrenzung dieser Lamellen gegeneinander kann ich mir auch nicht wohl anders, als ebenfalls durch Anschlusslamellen bedingt denken, durch Anschlusslamellen freilich, die nur sehr schwach entwickelt sind. Man könnte sich vorstellen, dass nach längerer Ruhepause im Verdickungsvorgang, in den Markzellen von *Clematis* eine kräftigere Anschlusslamelle erzeugt wird, als wenn die Membranlamellen rasch nacheinander erzeugt werden. Der Anschluss neuer Membranlamellen an die vorhergehenden mag nach längerer Unterbrechung, beziehungsweise auch nachdem die vorhergehenden Lamellen tiefergehende Veränderungen, so etwa durch Verholzung erfahren, einige Schwierigkeiten bereiten. Das möchte ich zum Mindesten aus dem Umstande folgern, dass eine Trennung der Verdickungsschichten an der Anschlusslamelle oft so leicht erfolgt. Noch mehr als im Mark von *Clematis* fallen solche Erscheinungen in vielen Sklerenchymfasern auf, wo das Messer so oft die verschiedenen Verdickungsschichten der Zellwand in den Schnitten von einander trennt. — Meine in Glycerin-Gelatine eingeschlossenen *Clematis*-Schnitte liessen, wenn sie sehr zart waren, den stäbchenförmigen Aufbau der Anschlusslamellen oft deutlich erkennen. Nicht selten trat dieser Bau bei Einstellung auf die Schnittoberfläche besonders hervor. Es konnte vorkommen, dass an einer stärkeren Biegungsstelle der Wand die Anschlusslamelle sich stärker entwickelt zeigte, beziehungsweise dass die sie auf-

bauenden Stäbchen, so wie das in der Fig. 33, Taf. XVI an der mit einem * bezeichneten Stelle zu sehen ist, besondere Höhe erlangten. Dass die Anschlusslamellen wie zusammenhängende Häutchen sich bei der Quellung verhalten, dürfte wohl durch Einlagerung bestimmter Substanzen zwischen ihre Stäbchen veranlasst sein. Bei Behandlung mit schwefelsaurem Anilin und Spuren von Schwefelsäure, oder mit Phloroglucin und Salzsäure, auch mit Chlorzinkjod erweisen sich die Verdickungsschichten der Markzellen von *Clematis* als verholzt. Die Verholzung folgt sehr rasch auf die Anlage, so dass jede neue Verdickungsschicht schon verholzt ist, bevor ihr eine neue apponirt wird. Die etwas grössere Widerstandsfähigkeit der Schwefelsäure gegenüber, sowie die oft deutlich nachweisbare intensivere Violettfärbung in Phloroglucin, zeigt an, dass die Anschlusslamellen ein wenig stärker verholzt sind als die anderen Verdickungslamellen. Welche Substanz oder welche Art ihrer Einlagerung es ist, welche die tangentiale Quellung der Anschlusslamellen bedingt, mag dahingestellt bleiben, dass in anderen Fällen ähnliche Erscheinungen tangentialer Dehnung durch eine bestimmte Art des Baues oder der Einlagerung schon unter normalen Verhältnissen veranlasst werden können, das lehrt uns das Verhalten der so oft an der Oberfläche der Epidermiszellen Falten werfenden Cuticula. — Die Innenschicht der Membran der Markzellen von *Clematis* erscheint stärker lichtbrechend, auch wenn ihre Bildung als Schicht schon abgeschlossen ist und sie in den entsprechenden Reagentien Verholzung aufweist. Sie verliert an Lichtbrechungsvermögen erst, wenn sie von einer nächst inneren Schicht gedeckt wird. Eine solche Innenschicht zeigt sich auch mit Safranin deutlich stärker gefärbt, als die von ihr nach aussen liegenden Schichten; weniger tritt ein Färbungsunterschied mit Methylenblau hervor und macht sich überhaupt nicht geltend bei Anwendung von Anilinblau oder von Congoroth. Aehnlich wie ich die innerste Verdickungsschicht in den Markzellen von *Clematis* stärker lichtbrechend finde, giebt auch Krabbe[1]) für Sklerenchymfasern an, dass „die Cellulosehäute unmittelbar nach ihrer Bildung, wenigstens in manchen Fällen, wasserreicher als später“ sind, „was schon daraus hervorgeht, dass sie sich unter der Einwirkung wasserentziehender Mittel stark contrahiren und sich dabei von den bereits älteren Häuten ablösen“.

---

1) Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur etc. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVIII, 1887, p. 417.

Von den allmählichen Veränderungen, welche mit der Alterszunahme der Zellhäute in Sklerenchymfasern sich einstellen, meint Krabbe, dass sie „ohne Zweifel zum Theil auf einer nachträglichen Cellulose-einlagerung beruhen". Nicht uninteressant war es, die nicht eben seltene Theilung alter Markstrahlzellen bei *Clematis* zu constatiren. Ueber die Thatsache selbst war kein Zweifel möglich, da die Theilungswand an die Innenseite der in Mehrzahl die Mutterzellen auskleidenden verholzten Verdickungsschichten ansetzte. Jede der Tochterzellen bildete dann weiter ihre eigenen Verdickungsschichten aus, in der durch Appositionswachsthum geforderten Weise. Ich habe diesen leicht controlirbaren Fall hervorgehoben, weil vor Kurzem Schellenberg[1]) behauptet hat, dass eine Zelle mit verholzter Wand sich nicht mehr theilen kann. Der Nachsatz von Schellenberg, dass eine verholzte Membran kein Flächenwachsthum mehr zeigt, würde andererseits auch auf die verholzten Markzellen von *Clematis* passen.

Zwischen den einzelnen Lamellen der Verdickungsschichten von *Clematis* schloss ich nur hypothetisch auf das Vorhandensein von Anschlusslamellen. Um so wichtiger ist es, dass dieser Nachweis in der secundären Verdickungsschicht der Tracheïden der Kiefer gelingt, ungeachtet auch diese Verdickungsschicht ohne Quellung ihren lamellösen Bau nicht verräth. Bei vorsichtiger Quellung in Schwefelsäure treten in dieser Verdickungsschicht zahlreiche etwas dickere, durch sehr dünne Anschlusslamellen getrennte dichtere Lamellen hervor. Ich habe das seiner Zeit beschrieben[2]) und abgebildet, ohne die jetzt mir bewusst gewordene Erklärung der Erscheinung geben zu können. In meiner Abbildung[3]) sind zwischen den dickeren Lamellen die dünneren, aus einer radialen Stäbchenreihe bestehend, ganz richtig und deutlich eingetragen.

In den stark verdickten Endospermzellen von Monokotylen gelang es mir seiner Zeit[4]) entweder Lamellirung nachzuweisen oder auch nicht. Es war dieser Nachweis leicht im Endosperm von *Phoenix dactylifera* zu führen, wenn ich entsprechend dünne Schnitte in verdünnter Chlorzinkjodlösung quellen liess, im Endosperm von

---

1) Beiträge zur Kenntniss der verholzten Zellmembran. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX, 1896, p. 262.

2) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 54.

3) l. c., Taf. III, Fig. 22.

4) l. c., p. 23, 22.

Ornithogalum umbellatum trat aber unter keinem Umstand Lamellirung auf. Dieses Ergebniss änderte sich nicht, als ich jetzt neue äusserst zarte Schnitte einer erneuten Prüfung und Behandlung unterwarf. Es ist nun schlechterdings nicht anzunehmen, dass der Bau der Verdickungsschichten von *Ornithogalum umbellatum* ein anderer sei als bei *Phoenix dactylifera*, und zwar um so weniger, als in allen solchen Endospermen von gleichem Bau die entwickelungsgeschichtlichen Vorgänge bei der Entstehung der Verdickung übereinstimmend ablaufen. So muss man denn folgern, dass, wie es in manchen Fällen einen vorhandenen lamellaren Bau nachzuweisen, grosse Schwierigkeit bereitet, es auch Fälle giebt, wo dieser Nachweis überhaupt nicht mehr gelingt. Da mögen die Unterschiede im Bau und in der Dichte der aufeinander folgenden Lamellen so gering sein, dass sie nicht mehr zu einer Erkennung der einzelnen Lamellen ausreichen.

Aus diesem Grunde gelang es uns auch nicht, in der eben angelegten Exine der von uns untersuchten Pollenkörner jene drei Schichten zu unterscheiden, die sich später nach ihrer durch Substanzeinlagerung erfolgten Verstärkung so deutlich zeichnen.

Nach diesen Auseinandersetzungen darf es vielleicht auch nicht Wunder nehmen, dass in den von Krabbe untersuchten Sklerenchymfasern die den Verdickungsschichten zukommende Spiralstreifung erst auf späteren Entwickelungsstadien unterscheidbar wird[1]). Dass sie schon bei Anlage der Verdickungsschicht vorgebildet wird, muss auch ich mit Correns[2]) annehmen. Welche Gründe weiterhin ihr schärferes Verhalten in diesem Falle veranlassen, will ich unerörtert lassen. Correns[3]), der solche Sklerenchymfasern nach dem His-Recklingshausen'schen Verfahren mit 2 % Silbernitratlösung imbibirte und dann mit 0,75 % Kochsalzlösung behandelte, fand, dass die dünneren, dunklen Linien, welche die dickeren, hellen in der Streifung und auch in der Schichtung der Membran trennen, mehr Silbersalz aufnahmen. Sie zeichneten sich in der heller oder dunkler gelbbraunen Membran als schwarze Linien, welche sich bei sehr starker Vergrösserung in Punktreihen auflösten[4]). Diese Uebereinstimmung

---

1) l. c., p. 405.

2) Zur Kenntniss der inneren Structur der vegetabilischen Zellmembranen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIII, 1891, p. 329.

3) l. c., p. 294.

4) l. c., p. 295.

der Punktreihen in der Schichtung und Streifung macht es mir wahrscheinlich, dass auch die dunklen Streifen der Streifung Stäbchenstreifen sind und der Silberniederschlag die Räume zwischen diesen Stäbchen füllt. Ganz ähnlich waren die Bilder, die ich in der Stäbchenschicht der Exine erhielt, wenn ein Farbstoff, der die Stäbchen nicht färbte, in den Räumen zwischen denselben angesammelt war. Die Deutung der dunklen Streifen der gestreiften Sklerenchymfasern als Stäbchenstreifen lässt sich auch sehr wohl mit den Dippel'schen[1]) Angaben vereinigen, dass die Einbettung solcher Sklerenchymfasern in sehr stark lichtbrechende Medien eine Umkehrung des Streifenbildes zur Folge habe. Hat ein Medium von stärkerem Lichtbrechungsvermögen als die Zellhaut die Räume zwischen den Stäbchen erfüllt, so mag dann auch der zuvor schwächer lichtbrechende Streifen zum stärker lichtbrechenden werden. — Herr Salter, der demnächst in dieser Zeitschrift eine im Bonner botanischen Institut ausgeführte Arbeit über Stärkekörner veröffentlichen wird, hat bei Anwendung des Silberverfahrens auf Stärkekörner ganz dieselbe Erscheinung wie die eben geschilderten erzielt. Die schwächer lichtbrechenden, dunkleren Lamellen von einigem Durchmesser zeichneten sich da nach der Silberbehandlung ebenfalls als einfache Körner oder Stäbchenreihen. Wie dieses Verhalten mit der Vorstellung von der Sphärokrystallnatur der Stärkekörner zu vereinigen ist, bleibt weiter zu erwägen und zugleich zu berücksichtigen, dass die Zellhaut bei der Schlussfolgerung nicht unberücksichtigt bleiben darf. Es könnten ja immerhin in der Stäbchenchicht radial gestellte Trichiten im Arthur Meyer'schen Sinne vorliegen. Doch mit dieser einfachen Vorstellung kommen wir für alle jene Structurverhältnisse, welche Membranen uns bieten, nicht aus. Vielleicht liesse sich die Vorstellung von Krystallisationsvorgängen festhalten, in welche Organisationsvorgänge eingreifen. Manche Structuren könnten der Ausdruck des reinen Krystallisationsvorganges sein, andere, im Extrem, nur noch Organisationsvorgängen ihre Entstehung verdanken. In alle diese Erscheinungen greift eben, mittelbar oder unmittelbar, das Protoplasma ein, welches organisirt ist, andererseits aber auch den physikalischen Gesetzen unterliegt, welche für zähflüssige Körper gelten.

Als eine ganz untergeordnete Frage erscheint mir, neben den

1) Anwendung des Mikroskops, II. Aufl., I. Abth., 1896, p. 158.

uns hier beschäftigenden Aufgaben, die nach dem Verhalten der Membranschichten an der Tüpfelwandung. Doch die Sicherstellung jeder Thatsache an sich hat ja schon ihren Werth. Es war mir daher willkommen in meinen *Clematis*-Präparaten so dünne Stellen zu finden, dass sie nicht die Dicke des Querdurchmessers einzelner Tüpfel erreichten. Der Tüpfel lag seiner ganzen Länge nach offen da (Fig. 34, Taf. XVI) und über das Verhalten der Membranschichten an seinem Rande war kein Zweifel möglich. Ich hatte seiner Zeit[1]) angegeben, dass die einzelnen Membranschichten hier am Tüpfel enden, ohne in denselben einzubiegen, während Dippel[2]) auch neuerdings an seiner Behauptung festhält, dass bei *Clematis*, wie in anderen Fällen, „die stark lichtbrechende, sich scharf abhebende Innenwand, von dem Zellhohlraume aus einbiegend, den Porenkanal auskleidet und sich ohne Unterbrechung an der meist nur schwer sichtbaren Primärwand vorbeigehend in die Schliesswand fortsetzt.“ „Am häufigsten vereinigen sich die den Nachbarzellen angehörigen Innenwände miteinander zu einer einfachen Schliesswand, an anderen Stellen bleiben sie dagegen mehr oder weniger von einander getrennt, und zwar durch eine an Lichtbrechungsvermögen der weniger dichten secundären Verdickungsschicht nahestehende Zwischensubstanz.“ Wie aus meiner Fig. 34, Taf. XVI ohne Weiteres zu ersehen ist, enden in den Markzellen von *Clematis Vitalba* die Schichten der Wand ganz scharf an dem Tüpfel. Das gilt natürlich auch für die innerste, sich durch ihre stärkere Lichtbrechung auszeichnende Schicht. An so dünnen Schnitten, wie dem abgebildeten, ist nicht einmal ein stärker das Licht brechender Saum am Tüpfel zu verfolgen, während er hingegen hervortritt, sobald der Schnitt etwas dicker ist. Die Schliesshaut der Tüpfel wird durch die primäre Zellwand gebildet, wie das sehr zarte Schnitte, wenn sie entsprechend, etwa mit Methylenblau, tingirt sind, überzeugend zeigen. — Bei solchen Objecten, wie sie in den Endospermen verschiedener Monokotylen gegeben sind, liegen die Verhältnisse des Schichtenanschlusses an den Tüpfeln hingegen etwas anders. Da lehrt in der That die Entwickelungsgeschichte, dass die Tüpfelflächen bei ihrer Anlage zunächst viel weiter sind, dann allmählich während der Zunahme der Verdickung verengt werden. Da deckt jede folgende Lamelle am Tüpfelrande die

1) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 13.
2) Anwendung des Mikroskops, II. Aufl., I. Abth., 1896, p. 169.

anderen nnd reicht dort bis zur primären Wand heran. Ist die Schliesshaut bis auf ihren definitiven Durchmesser eingeengt, so greifen die folgenden Lamellen nur noch mehr oder weniger weit über die anderen, um sich in dem Tüpfelkanal fortzusetzen und tragen zur Verengung seiner Mündung bei. So finde ich es bei *Phoenix dactylifera* und habe keinen Grund zu der Annahme, dass es bei anderen Endospermen, die eine Sichtbarmachung der Schichtung nicht gestatten, anders sei. Meinen älteren Angaben gemäss, zeichnet sich in allen diesen Endospermen die ganze an den Zellinhalt grenzende Innenschicht der Verdickung durch stärkere Lichtbrechung aus. Andere Objecte habe ich auf diese Verhältnisse nicht nachgeprüft, weil ich letzteren eine principielle Bedeutung nicht beimessen kann. Mit dem Augenblicke, wo es feststeht, dass der lamellöse Bau der Zellwand der Anlagerung aufeinander folgender Lamellen seine Entstehung verdankt, ist die Frage, ob sie an den Tüpfelrändern mehr oder weniger übereinander greifen, in der That irrelevant. Anders wäre es hingegen, wenn die Möglichkeit noch vorläge, dass die Lamellirung durch nachträgliche Differenzirung erfolgt, die Wand ihre Dicke durch Substanzeinlagerung erlangt, und eine stärker das Licht brechende, die ganze Verdickung und die Schliesshäute überkleidende Grenzschicht, die dauernd fortbestehende Innenfläche der ursprünglichen Wand vorstelle. Dass endlich die stärker das Licht brechende Innenschicht etwa eine Lamelle sein sollte, die nach vollendeter Verdickung so angelegt werde, dass sie alle zuvor erzeugten Verdickungsschichten und die Schliesshäute decke, wird durch den Umstand ausgeschlossen, dass sich die jeweilig innerste Verdickungsschicht während des ganzen Verdickungsvorgangs als ein das Licht stärker brechendes Grenzhäutchen zu erkennen giebt und dass endlich in solchen Fällen, wie sie das Mark von *Clematis* uns bietet, der Verdickungsvorgang überhaupt nicht abgeschlossen wird, nichts desto weniger die innerste, noch unbedeckte Verdickungsschicht sich ebenfalls als Grenzhäutchen zeichnet.

Schlussfolgerungen aus Thatsachen.

Wie ich zu Beginn dieser Arbeit schon angab, waren es neue Thatsachen über Scheidewandbildung, die mich zur Wiederaufnahme meiner Membranstudien veranlassten. Diese Thatsachen hatten

eine neue Situation geschaffen, die ich nicht in Einklang mit alten Beobachtungen zu bringen vermochte. Sie mussten also einer erneuerten Prüfung unterworfen werden. Die ganze Untersuchung ergab schliesslich eine Anzahl, wie mir scheint, sicher gestellter Thatsachen, die nebeneinander zu Recht bestehend, wohl berufen sein könnten, bestehende Widersprüche auf dem Gebiete der Membranforschung zu heben. Ein Fehler lag bisher wohl darin, dass von einem zu engen Gesichtspunkt aus die Vorgänge bei der Membranbildung beurtheilt wurden und dass die Neigung bestand, fremde Angaben, wenn sie mit den eigenen, oft an nur einem Object gesammelten Erfahrungen nicht übereinstimmten, entweder anzuzweifeln oder nach eigenem Sinne umzudeuten.

In seinen Beiträgen zur Physiologie der Pflanzenzelle schrieb Klebs im Jahre 1887 nieder[1]): Wenn man das anscheinend so überreiche Thatsachenmaterial „in den Arbeiten über Entstehung und Wachsthum der Zellhaut" durchmustert und daraufhin prüft, was für Beobachtungen vorhanden sind, welche für die Frage von einer entscheidenden Bedeutung sind, insofern sie nur eine einzige Möglichkeit der Erklärung zulassen, so ist die Anzahl solcher Beobachtungen eine verschwindend kleine". Dieser Ausspruch von Klebs gilt im Wesentlichen bis auf den heutigen Tag, und es wäre sehr erwünscht, dass sich die Lage nunmehr ändern möchte.

An Thatsachen geht aus den von uns hier mitgetheilten Beobachtungen hervor: 1. Dass die Zellhaut in manchen Fällen aus den Protoplasten ausgeschieden wird. So ist es sicher bei der Bildung von Scheidewänden, höchst wahrscheinlich bei der Umhüllung nackter Protoplasten mit einer neuen Zellhaut. Eine Umwandlung der Hautschicht des Protoplasten in Zellhautlamellen findet weder da noch an anderen Orten statt. 2. Dass in solchen Fällen, wo Zellhautstoff aus den Protoplasten ausgeschieden wird, sich körnige Gebilde an den Orten dieses Vorgangs, in den äusseren Theilen des Protoplasten ansammeln. 3. Dass in bestimmten Fällen das Cytoplasma sich direct in Membranstoff verwandelt. So ist es mit Ausschluss jeden Zweifels mit dem Cytoplasma der Fall, das in die Massulablasen von *Azolla* einwandert, wobei aus diesem Cytoplasma ein dem *Cutin* ähnliches Product hervorgeht; so ist es höchst wahrscheinlich auch bei der Bildung der Balken von *Caulerpa*, wo Cytoplasma einen Zellhautstoff von noch nicht sicher

1) Unters. a. d. botan. Institut in Tübingen, Bd. II, p. 493.

bekannter Zusammensetzung liefert, der zwar der Cellulose in seinem Aussehen gleicht, aber keine „Cellulose im engeren Sinne“ [1]) ist. 4. Dass während der Ausbildung der Exine von Pollenkörnern ein mit charakteristischen Gestaltungsvorgängen verbundenes Flächen- und Dickenwachsthum der Membran durch Substanzeinlagerung erfolgt. 5. Dass in den geschichteten Zellhäuten die Schichtung eine Folge der Anlagerung nacheinander erzeugter Zellhautlamellen ist. 6. Dass in geschichteten Zellhäuten die dünneren, schwächer lichtbrechenden Lamellen oft nachweislich aus radial gestellten Stäbchen bestehen.

An die hier formulirten Sätze wollen wir nun versuchen eine Anzahl anderweitiger Beobachtungen anzuknüpfen und sehen, ob sie sich mit ihnen in Einklang bringen lassen.

Zu 1. An meine Beobachtungen über die Scheidewandbildung in sich theilenden Zellen, so wie an Klebs' und meine Versuche mit *Vaucheria* liessen sich die Angaben von Zacharias über die Scheitelverdickung der in ihrem Wachsthum gehemmten *Chara*-Rhizoiden anknüpfen. Aeltere übereinstimmende Angaben kann ich übergehen, da sie nicht entscheidend sind. Als sicher kann unter allen Umständen jetzt gelten, dass in einigen der hier angeführten Fälle der die Zellhaut bildende Stoff auf die Oberfläche des Protoplasten ausgeschieden wird, um dort eine Zellhautlamelle zu bilden. Es erscheint demgemäss auch sehr wahrscheinlich, dass neue Membranlamellen, welche eine schon vorhandene Haut verstärken, die gleiche Entstehung haben.

Zu 3. In den Vordergrund des dritten Satzes, zu dem ich zunächst übergehe und der auf eine directe Umwandlung von Cytoplasma in Membranstoff lautet, habe ich die Kammerbildung in den Massulaanlagen von *Azolla* gestellt, weil die Entwickelungsgeschichte, an entsprechend ausgeführten Präparaten verfolgt, dort jede andere Möglichkeit der Deutung ausschliesst. Schon eher liesse sich irgend eine Fehlerquelle für die Anlage der Glochiden an den Massulae ersinnen, oder für die Bildung der *Caulerpa*-Balken. Ich halte ihren unmittelbaren Ursprung durch Umwandlung des Cytoplasma übrigens auch für wohl begründet und erachte die gleiche Entstehung der merkwürdigen Schläuche im Innern der Epidermiszellen der *Cuphea*-Samen ebenfalls für sicher erwiesen.

---

1) Correns, Ueber die Membran von *Caulerpa*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesell. ·. 362.

Eine Vermittelung zwischen solchen Fällen, wo der erzeugte Membranstoff aus dem Cytoplasma ausgeschieden wird, und solchen, wo er am Entstehungsorte bleibt, bieten die in alten Sklerenchymfasern zu beobachtenden Vorgänge. Krabbe[1]) fand, dass je älter die Sklerenchymfasern, die er untersuchte, wurden, desto grösser im Allgemeinen ihre Neigung zur Cellulosebildung sich zeigte. Statt der einzelnen Kappen gelangten dann nicht selten unförmliche Cellulosemassen zur Ausbildung, die zuweilen stalaktitenartig in das Protoplasma hineinragten. Die Grenze zwischen Protoplasma und Cellulose war in solchen Fällen nicht selten eine verschwommene; man hatte den Eindruck, als ob das Protoplasma stellenweise zu Cellulose gleichsam erstarrt sei. In den verschiedenartig gestalteten Cellulosemassen fanden sich Gänge, Rinnen oder anders gestaltete Räume, die theilweise oder gänzlich mit Protoplasma erfüllt waren. — An solche Thatsachen würden dann weiter verschiedene Angaben von Buscalioni sich anschliessen lassen. Er sah im Embryosack und in den Zellen des Suspensors von *Phaseolus multiflorus*[2]) aus dem Cytoplasma, zunächst an der Zellhaut, dann tiefer in's Zellinnere hinein, stäbchen- oder fadenartige Structuren hervorgehen, welche mit Chlorzinkjodlösung zunächst gelb, dann braun, schliesslich blau sich färbten, der Javelle'schen Lauge allmählich widerstanden, unter Umständen auch verholzten. — In der Epidermis, sowie einer dritten Schicht kubischer Zellen der Samenschale von *Corydalis* soll nach Buscalioni[3]) auf einem bestimmten Entwickelungszustande der Zellinhalt sich durch plasmolysirende Mittel nicht mehr von der Aussenwand und dem oberen Theile der Seitenwände ablösen lassen; franzenartige Vorsprünge setzen sich von da aus in die Mikrosomenreihen fort, wandeln in Cellulosefranzen sich um und endlich füllt ein aus dem Cytoplasma hervorgegangenes Netzwerk von Cellulosefäden das ganze Zellinnere. Weiter schildert Buscalioni[4]) in dem Mikropylarende des Embryosackes von *Veronica hederaefolia* ein aus

---

1) Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVIII, 1887, p. 420.

2) Contribuzione allo studio della membrana cellulare. Malpighia, Bd. VI, 1892, p. 3.

3) Contribuzione allo studio della membrana cellulare. II. *Corydalis cava*. Malpighia, Bd. VI, 1892, p. 217.

4) Sulla struttura e sullo sviluppo del seme della *Veronica hederaefolia* L. Mem. della R. Acad. delle sc. di Torino, Ser. II, T. XLIII, 1893.

Cellulosefäden entstehendes Netzwerk, das aus Cytoplasmagranulationen hervorgeht. Aehnliche Umwandlungsvorgänge sind endlich Buscalioni auch in den beiden Zellschichten der Samenschale von *Verbascum*[1]) entgegengetreten. Das Cytoplasma dieser Zellen zeigt, wie er angiebt, während der Wandverdickung eine netzförmige Structur und wandelt allmählich in cellulosehaltige Membransubstanz sich um. Die zuvor in den cytoplasmatischen Netzen vertretenen Mikrosomen und stäbchenförmigen Gebilde sollen innerhalb der Membransubstanz ihre Orientirung und Gestalt behalten und nur in chemischer Beziehung metamorphosirt sein. Auch geht nach Buscalioni[2]) das von Hofmeister schon beobachtete[3]) Netzwerk in den Aussackungen des Embryosackes von *Plantago lanceolata* aus Plasmafäden hervor, die sich in Cellulosefäden verwandeln und durch Ablagerung von Cellulose weiter wachsen. Sehr häufig sind die Fäden des Netzwerks von verhältnissmässig grossen, isolirten Cellulosekörnchen auf weite Strecken besetzt und mit solchen wird auch die noch zarte Haut des Embryosackes zunächst verdickt. — Es wäre hier daran zu erinnern, dass schon Schacht[4]) die Behauptung aufstellte, dass die Zellstofffäden in der vorderen Aussackung des Embryosackes von *Pedicularis* aus Plasmaströmen hervorgehen, eine Behauptung, gegen welche Hofmeister[5]) weiterhin sich entschieden wandte.

Zu 1, 2 und 3. Auf den ersten Blick mag es als Gegensatz erscheinen, dass in dem einen Falle Zellhautstoff aus dem Protoplasten ausgeschieden wird, das andere Mal der Protoplast sich in Zellhautstoff verwandelt. Der Wunsch, diesen Widerspruch zu lösen, war es auch, der mich seiner Zeit zu der Annahme führte, dass auch der an der Oberfläche des Protoplasten auftretende Zellhautstoff durch directe Umwandlung des Cytoplasma dort entstehe. Aeltere Angaben über die Anlage der Membran der Schwärmsporen aus der Hautschicht des Protoplasten unterstützten ihrerseits diese Vorstellung. Jetzt ist es klar, dass der scheinbare

1) Contribuzione allo studio della membrana cellulare III. Malpighia, Bd. VII, 1893, p. 105.

2) Contribuzione allo studio della membrana cellulare. IV. *Plantago lanceolata.* [illegible], Bd. VIII, 1894, p. 1.

[illegible] Zuletzt erwähnt in: Die Lehre von der Pflanzenzelle, 1867, p. 185.

[illegible] Ueber die Zellstofffäden in der vorderen Aussackung des Embryosacks von [illegible]*is silvatica*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. III, 1863, p. 348.

[illegible] p. 181.

Widerspruch in anderer Weise gelöst werden muss. — Für zahlreiche Objecte liegen bereits Beobachtungen vor, welche zeigen, dass an die Orte der Zellhautstoffausscheidung körnige Inhaltsstoffe geführt werden, Gebilde, die man meist als Mikrosomen zusammenfasst. Auch die Abnahme dieser Gebilde wurde wiederholt während der Membranbildung constatirt. So wie nun diese körnigen Inhaltsstoffe im Cytoplasma eine Umwandlung in Membranstoffe erfahren können, um nach aussen befördert zu werden, ist auch ein Verharren ihrer Umwandlungsproducte am Orte der Entstehung möglich, also Ersatz innerer Cytoplasmastructuren durch Zellhautgebilde. Dass ein chemischer Unterschied zwischen den ausgeschiedenen und den am Bildungsorte verbleibenden Membranstoffen nicht zu bestehen braucht, zeigt der Vergleich der Producte, welche in den Massularanlagen von *Azolla*, in den Vegetationspunkten der *Caulerpa*, in den von mir und Buscalioni studirten Samenschalen, und in den von Schacht und Buscalioni untersuchten Embryosäcken entstehen, zur Genüge. Da ist die ganze Serie des Membranstoffes vertreten, wie sie auch in Membranform ausserhalb des Protoplasten aufzutreten pflegt. Welche chemischen Vorgänge sich bei der Bildung dieser Zellhautstoffe aus den Bestandtheilen des Cytoplasma abspielen, mag ich nicht erörtern, da ich nur Vermuthungen aussprechen könnte, während ich auf die Feststellung unzweifelhafter Thatsachen in dieser Arbeit mich beschränken wollte. Nur erinnert soll daran werden, dass Kohlehydrate durch Spaltung von Proteïnstoffen entstehen können und dass im Besonderen Palladin[1]) nachzuweisen suchte, dass die Kohlehydrate Producte der unvollständigen Oxydation der pflanzlichen Eiweissstoffe sind. Da in den Massularanlagen von *Azolla* die eingewanderte Cytoplasmamasse ohne allen sichtbaren Rest in den Membranstoff der Kammern verwandelt wird, so kann bei dem dort erfolgenden Spaltungsvorgang ausser dem Membranstoff nur ein nicht direct nachweisbares, wohl lösliches Product entstehen, etwa ein Amid, das in den erzeugten Membranstoff wohl auch noch aufgenommen wird und dessen Reactionen weiterhin verändert. Alfred Fischer[2]) sprach sich auf Grund der als Eiweissreaction pflanzlicher Membranen gedeuteten Reactionen bereits dahin aus, dass nicht Eiweiss, viel-

1) Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1887, p. 325 und 1889, p. 126. Vergl. im Uebrigen auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, 1897, p. 299 u. A. m.

2) Zur Eiweissreaction der Zellmembran. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1887, p. 429.

mehr wohl ein Spaltungsproduct des Eiweisses, vielleicht Tyrosin, in den Membranen vertreten sei. Diesen Gedanken nahm weiterhin Correns[1]) auf und suchte ihn näher zu begründen. Er glaubte aus der eintretenden Reaction in verholzten, verkorkten und cutinisirten Membranen auf Tyrosin schliessen zu können und meinte im Besonderen auch, dass in den verholzten Membranen die mit Millon's Reagens eintretende Rothfärbung nicht auf die Gegenwart von Vanillin, sondern wahrscheinlich von Tyrosin zurückzuführen sei. Er vertrat auch die Auffassung, dass die gewöhnlich als „eingelagert“ gedachten Substanzen in der Membran chemisch gebunden seien[2]), da sie aus derselben, trotz ihrer Löslichkeit in kaltem und warmem Wasser, sich so schwer extrahiren lassen. — Für alle jene Vorgänge im Protoplasma, die zur Bildung von Membranstoffen führen, ist aber, wie jetzt wohl sicher feststeht, die Mitwirkung des Zellkerns nothwendig, ohne dessen Betheiligung keine Cytoplasmamasse sich mit einer Zellhaut zu umgeben vermag. — Nach dem Vorausgeschickten schwindet auch der Widerspruch für alle solche Fälle, in welchen die Membranbildung zuerst durch Ausscheidung an der Oberfläche des Protoplasten sich vollzieht, schliesslich aber letzterer selbst in der Membranbildung aufgeht. Eines der instructivsten Beispiele dieser Art liefert uns die Entwickelungsgeschichte der Tracheïden bei den Coniferen[3]). Das einen Wandbeleg in diesen Tracheïden bildende Protoplasma lässt sich immer schwieriger durch contrahirende Mittel von der in Verdickung begriffenen Wand lostrennen; dann bleibt der sehr reducirte Wandbeleg an der Wand haften; dann lässt er sich überhaupt nicht mehr deutlich erkennen und endlich schwindet auch der Rest der an der Wand noch haftenden Mikrosomen. Der blass und inhaltsarm gewordene Zellkern schwindet meist zuletzt aus der Tracheïde. — Ein entsprechendes Verhalten hatte Schmitz[4]) für die Zellen der Samenschale von *Torrenia Fournieri* festgestellt und daraus gefolgert, dass die Zellmembran nicht das Product einer Secretion sei, sondern dass sie durch directe Umwandlung aus dem Protoplasma hervorgehe. „Der Protoplasmakörper wird“

---

1) Ueber die vegetabilische Zellmembran. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVI, 1894, p. 620.

2) l. c., p. 621.

3) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 51.

4) Ueber Bildung und Wachsthum der pflanzlichen Zellmembran. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde in Bonn, 6. Dec. 1880.

in solchen Zellen, welche zuletzt leer sind, „allmählich zu einem dünnen wandständigen Schlauche, der immer mehr sich verdichtet, immer schwieriger durch contrahirende Reagentien von der Zellwand sich ablösen lässt und zuletzt als innerste Verdickungsschicht der Zellwand selbst fest anhaftet." — Die Tracheïden der Kiefer sind auch ein instructives Object für die Demonstration der Beziehungen, welche zwischen den Mikrosomen und der Erzeugung membranbildender Stoffe bestehen. Ihr protoplasmatischer Wandbeleg weist nämlich die Mikrosomen in aufsteigenden Schraubenlinien angeordnet, ganz übereinstimmend mit dem Verlauf der spiraligen Streifung, welche die erzeugte Zellhaut bietet[1]). Meine vor 16 Jahren angefertigten Präparate zeigen auch jetzt noch die geschilderte Anordnung der Mikrosomen sehr deutlich und den reducirten Wandbeleg unter dem contrahirenden Einfluss des Alkohols stellenweise in Bänder zerrissen. — Möglicherweise hatte von ähnlichen Verhältnissen G. Valentin[2]) schon im Jahre 1837 etwas bemerkt. Er giebt an, dass in den „Baströhren" von *Nerium odorum* eine sehr feinkörnige Substanz zu sehen sei, „deren Körnchen grösstentheils eine transversale Anordnung haben". „In noch jüngerem Zustande erscheinen zwar äusserlich transversale Streifen, man nimmt aber keine spiraligen Linien mehr wahr, sondern man erblickt nur im Innern wiederum jenes feinkörnige Wesen, welches bald noch quere Linien bildet, bald eine mehr spiralige Anordnung zeigt, bald selbst spiralig verlaufende fadenartige Gebilde darstellt." Die Untersuchung der Baströhren von *Vinca minor, Gleditschia triacanthos, Salisburia adiantifolia, Thuja occidentalis* und *Donax arundinoides* lieferte Valentin dieselben Resultate. Er sah zuerst einen einfachen Schlauch, „welcher sehr bald in den Process der Verholzung eingeht. Es lagert sich nun eine feinkörnige Masse innerhalb der Höhle des verholzenden Bastrohres ab. Die Körperchen dieser Substanz lassen zuerst keine bestimmte Anordnung wahrnehmen. Späterhin bilden sie Querlinien, dann spiralige Linien, in denen man aber Anfangs noch die einzelnen Körperchen direct unterscheidet und welche erst zuletzt in einer ununterbrochenen Continuität verlaufen." Da Valentin ohne nähere Angaben schon wiederholt für die Beziehung innerer Anordnungen von Körnchen im Protoplasma

1) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhaut, 1882, p. 51.

2) Ueber den Bau der vegetabilischen Membran, insbesondere der secundären Verholzungsschichten. Repertorium f. Anatomie u. Physiologie, Bd. I, 1837, p. 94, 95.

zur Membranstructur citirt worden ist, so kam es mir darauf an, dieses Citat klar zu legen. Ob wirklich aus der Valentin'schen Schilderung hervorgeht, dass er wirklich etwas von den in Betracht kommenden Anordnungen gesehen hat, ist schwer zu beurtheilen, und gerade für jene Sklerenchymfasern die er untersuchte, bemerkt Correns[1]), dass sie ihm eine spiralige Anordnung der Mikrosomen in einer der späteren Streifung parallelen Richtung nie gezeigt hätten. Ob also Valentin an dieser Stelle zu citiren sei, mag fraglich erscheinen; nicht so Crüger[2]), der im Jahre 1855 ganz bestimmte Angaben über das Verhältniss der Wandverdickung zu wandständigen Protoplasmaströmen bei der Entstehung der „Cellulosefasern" in den Spiralzellen der Luftwurzeln von Orchideen, bei der Anlage der Wandverdickungen in den „Gefässschläuchen" von Dikotyledonen, der porösen Markstrahlzellen und Rindenzellen sowie für verschiedene Haare mit gestreifter Wandung machte. Hierauf versuchte auch Dippel[3]) die spiral- und netzförmigen Verdickungsschichten in den Elateren der Lebermoose und in den Gefässen der Phanerogamen mit constanten Protoplasmaströmchen in Verbindung zu bringen. Ich bestätigte der Hauptsache nach die Dippel'schen Angaben für die Gefässe, nur dass ich die Mikrosomenstreifen in gehärtetem Material nicht mit den Verdickungsbändern der Wand zusammenfallend, sondern zwischen denselben gelegen fand[4]). Ich erklärte mir das durch die Annahme, die auch heut ihre Berechtigung behält, dass an den Orten der Wandverdickung ein besonders starker Verbrauch der Mikrosomen erfolge. Der Verdickungsart der Zellwand entsprechende Ansammlungen von Körnchen im cytoplasmatischen Wandbeleg sind mir auch in den Luftwurzelhüllen der Orchideen, den porösen Blattzellen von *Sphagnum* und den leistenförmig sich verdickenden Zellen von Antherenwandungen entgegengetreten[5]) und ich habe keinen Grund, an der Richtigkeit meiner Angaben zu zweifeln, wenn sie auch später von Berthold[6]) in Frage gestellt worden sind. An Kiefern-Tracheïden habe ich

1) Zur Kenntniss der inneren Structur der vegetabilischen Zellmembranen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIII, 1891, p. 297.

2) Westindische Fragmente. Botan. Zeitung 1855, Sp. 610 ff., 617 ff.

3) Die Entstehung der wandständigen Protoplasmaströmchen in den Pflanzenzellen. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Halle, Bd. X, 1867.

4) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhaut, p. 80.

5) l. c., p. 81 ff.

6) Studien über Protoplasmamechanik, 1886, p. 208 ff.

sie, wie schon erwähnt, von Neuem controlirt. Ihrem Wesen nach entsprechen sie dem körnerreichen Plasmaringe, der, in sich theilenden Spirogyren, an der Stelle, wo die Scheidewand als Leiste auftreten soll, zu sehen ist[1]). Hingewiesen könnte an dieser Stelle vielleicht darauf werden, dass nach Arthur Meyer[2]) auch das im Leukoplasten eingeschlossene Stärkekorn an jedem Punkte seiner Oberfläche in der Zeiteinheit einen Zuwachs erhält, dessen Dicke ungefähr proportional ist der Dicke der Chromatophorenschicht, welche jeden Punkt der Kornoberfläche bedeckt. Dass die Stärkesubstanz aus den Leukoplasten ausgeschieden wird, haben, im Anschluss an die Arthur Meyer'schen Angaben, auch die Untersuchungen des Herrn Salter im hiesigen Institut ergeben, welcher das wachsende Stärkekorn stets scharf abgegrenzt gegen die Substanz der Leukoplasten fand, hingegen keine Schichten am jungen Korn, welche als Uebergang der Leukoplastensubstanz in Stärke hätten aufgefasst werden können.

Zu 4. Es steht für uns fest, dass die Exine der von uns untersuchten Pollenkörner durch Substanzeinlagerung in die Fläche und in die Dicke wächst. Wir wollen dieses Wachsthum als Intussusceptionswachsthum bezeichnen, indem wir ganz davon absehen, welche ganz bestimmten Vorstellungen ursprünglich mit diesem Begriff verbunden waren. Für uns soll von dem Standpunkte aus, auf den uns unsere jetzigen Kenntnisse stellen, eben nur zwischen Wachsthum durch Anlagerung und solchem durch Einlagerung, somit nur zwischen Appositions- und Intussusceptionswachsthum unterschieden werden. Es liesse sich schlechterdings jetzt auch kaum etwas dagegen einwenden, dass auch Infiltrationen und Incrustationen von Membranen, da sie unter allen Umständen eine Substanzzunahme derselben bedingen, dem Intussusceptionswachsthum beigezählt würden. Thatsächlich ist zwischen der Einlagerung von dem, was noch als eigentlicher Membranstoff gelten kann, und dem, was ein Membranstoff in diesem Sinne nicht mehr ist, eine scharfe Grenze kaum zu ziehen, ebensowenig als sich bestimmen lässt, wo etwa noch actives, wo etwa nur noch passives Wachsthum sich vollzieht. Nur an einem Unterschiede wäre vor Allem festzuhalten, nämlich dem, dass Wachsthumserscheinungen eine Lebenserscheinung im Organismus sind, und dass eine stattfindende Sub-

---

1) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., 1880, p. 178.

2) Untersuchungen über die Stärkekörner, 1895, p. 183.

stanzzunahme auch in den Membranen nur so lange dem Begriffe des Wachsthumsvorganges entspricht, als sie unter dem regulirenden Einflusse des lebenden Protoplasten steht; alle von diesem Einflusse unabhängigen Substanzaufnahmen in die Zellhaut können nur als rein physikalische Vorgänge gelten. Dass es aber auch bei dieser Begriffsbestimmung im concreten Falle nicht immer leicht sein dürfte, die Wachsthumsvorgänge gegen die rein physikalischen abzugrenzen, lässt sich bei ihrem vielfachen Ineinandergreifen wohl begreifen. — Die Exine der Pollenkörner sahen wir während ihres Intussusceptionswachsthums in ihrer stofflichen Zusammensetzung sich verändern. Ein solches Intussusceptionswachsthum durch Aufnahme einer von der ursprünglichen abweichenden, also heterogenen Substanz, ist wenn nicht das gewöhnlichste, so zum Mindesten doch das am sichersten nachgewiesene Verhalten, das sich auch bei der Cutinisirung der Epidermen oft in auffälliger Weise verfolgen lässt[1]). Ein Intussusceptionswachsthum durch Einlagerung den ursprünglichen gleichwerthiger, also homogener Elemente wurde von Krabbe[2]) für Sklerenchymfasern unter bestimmten Bedingungen gefordert. Diese Sklerenchymfasern bilden bei *Nerium*, *Asclepias* und anderen Objecten oft locale Erweiterungen, ohne dass ein Dünnerwerden der Membranschichten oder ein Abnehmen ihrer Dichte an den erweiterten Stellen nachzuweisen wäre. Diese Erscheinungen müssten sich aber einstellen, falls nur eine Dehnung der Zellhaut an den erweiterten Stellen vorläge. Krabbe frägt sich auch, woher die erforderlichen Druckkräfte kommen sollten, um so dickwandige Sklerenchymfasern zu dehnen. Er gelangt zu dem Ergebniss, dass die Erscheinung zu der Annahme eines activen, mit Substanzeinlagerung verbundenen Wachsthums zwinge. Es müssen Lösungen sein, welche dieses Wachsthummaterial liefern, da sie zum Theil eine Anzahl der Cellulosehäute passiren müssen, um an den Verbrauchsort zu gelangen. Im Uebrigen, meint Krabbe, würde es auch auffallend sein, wenn eine Substanz wie die Cellulose, die für eine grosse Anzahl heterogener Substanzen in ihrem Innern Platz hat, ihren eigenen Molekülen stets den Eintritt verweigern sollte. Eine substanzielle Aenderung stellt sich in den Sklerenchymfasern an den Stellen ihrer Erweiterung nicht ein, aber auch neue Struc-

1) Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute, 1889, p. 123 ff.

2) Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVIII, 1887, p. 390 ff.

turen treten nicht auf und es könnte also wohl eine Einlagerung von Cellulose nach Art einer Incrustation hier sich vollziehen. Ich gab diese Möglickeit schon vor Jahren zu[1]), sie wurde aber nicht von Klebs zu demjenigen Thatsachenmaterial gezählt, das nur eine einzige Erklärung zulässt, vielmehr in einem Referat der Botanischen Zeitung[2]) Einwand gegen die Krabbe'sche Deutung erhoben. — An solchen Stellen der untersuchten Sklerenchymfasern, die keine spätere Erweiterung erfahren, konnte Krabbe[3]) ein nachträgliches Wachsthum der Lamellen nicht nachweisen, fasste daher das Ergebniss seiner Untersuchung in den Satz zusammen: „Sollte eine Cellulosehaut nach ihrer Anlage durch Intussusception noch in die Dicke wachsen, so kann dieses Wachsthum nur kurze Zeit andauern und nur eine geringe Dickenzunahme der Haut bedingen. In älteren Membranschichten resp. Lamellen ist die Intussusception jedenfalls erloschen.“ — Fr. Noll[4]) hat an den durchsichtigen Zellhäuten von *Bryopsis* und *Derbesia* durch directe Messungen nachgewiesen, dass eine nachträgliche Verdickung älterer Membrantheile bei diesen Pflanzen nicht stattfindet. Nur die Annahme, „dass eine innere dünnste Lamelle durch Intussusception wachse und der diese Dicke jeweilig überschreitende äussere Theil aufhöre zu wachsen, ist noch nicht ausgeschlossen, wird aber durch die directe Beobachtung an den Vegetationspunkten lebender Derbesien und *Bryopsis* nicht bestätigt“[5]). — Andererseits meinte Correns[6]), dass die nachträglich in den Membranen verschiedener Algen, z. B. von *Cladophora* auftretenden feinen Streifungen, die er als Falten nachweist, die Annahme vom Intussusceptionswachsthum verlangen. Der hydrostatische Druck müsste das Bestreben haben, diese Falten auszugleichen, das Wachsthum, auf dem ihr Entstehen beruhe, müsse also unabhängig vom Turgor vor sich gehen. Auch das Verhalten gegen Reagentien sprach für das Wachsthum der einzelnen Membranlamellen durch einen „einfachen Intussusceptionsvorgang“, während vorhandene Plasmaeinschlüsse andererseits deutlich zeigten, dass

---

1) Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute, 1889, p. 155, 156.

2) 1888, Sp. 370.

3) l. c., p. 379.

4) Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenb. nat. Gesellsch., Bd. XV, 1887, p. 136.

5) l. c., p. 139.

6) Zur Kenntniss der inneren Structur einiger Algenmembranen. Zimmermann's Beiträge z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle, Bd. I, 1893, p. 289.

diese Membranlamellen ihre Entstehung einem Appositionsvorgange verdanken. — Schwer erscheint es, anders als durch nachträgliches homogenes Intussusceptionswachsthum die Volumenzunahme der Hüllmembranen, „Blasen" von *Gloeocapsa*, der „Trichter" von *Petalonema*, der Gallertblasen von *Apiocystis*, sich zu erklären. Die durch die neu entstandenen Membranen von dem Plasmakörper getrennten, trotzdem stetig fortwachsenden „Blasen" und „Trichter" von *Gloeocapsa* und *Petalonema* gewinnen nach Correns[1]) um das Tausendfache, die Gallertblasen von Apiocysten um mehr als das Anderthalbtausendfache an Volumen. Würde diese Volumenzunahme nur auf Wasseraufnahme beruhen, so könnten solche Hüllmembranen schliesslich nur noch Tausendstel Procente an Trockensubstanz aufweisen, während ihre Trockensubstanz in Wirklichkeit nicht einmal auf die Hälfte zu sinken pflegt. Eine Einlagerung anorganischer Bestandtheile findet dabei nicht in nachweisbaren Mengen statt, so dass es sich also nur um ein Wachsthum durch Einlagerung gleichartiger organischer Substanz dabei handeln kann. — In ähnlicher Weise sollen sich die Wachsthumsvorgänge der Membranlamellen bei den von Schwendener[2]) untersuchten Rivularien vollziehen. Diese Membranlamellen werden nacheinander von den Protoplasten erzeugt. Sie erscheinen zunächst als eine homogene, relativ dichte Haut von geringer Mächtigkeit. Diese differenzirt sich weiterhin nach Schwendener in eine dichte innere und eine weiche peripherische Schicht, wird ungleich erheblich dicker. Dass diese Differenzirung mit beträchtlicher Volumenzunahme verbunden ist, geht daraus hervor, dass die Grenzlinien der Lamellen nach oben divergiren. Jede einzelne Lamelle bildet also einen spitzen, nach oben erweiterten Trichter, dessen Wanddicke mit dem Durchmesser zunimmt und allmählich auf das doppelte und dreifache steigt. Schon aus dem optischen Verhalten lässt sich schliessen, dass diese Volumenzunahme nicht etwa auf Quellung beruht, sondern durch Wachsthum bewirkt wird[3]). — In eben solcher Weise müssten auch die von Cramer[4])

1) Ueber Dickenwachsthum durch Intussusception bei einigen Algenmembranen. Flora 1889, p. 298. — Ueber *Apiocystis Brauniana*. Zimmermann's Beiträge z. Morph. u. Phys. d. Pflanzenzelle, Bd. I, 1893, p. 253.

2) Zur Wachsthumsgeschichte der Rivularien. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss zu Berlin, 1894, Bd. XXXVIII, p. 956.

3) l. c., p. 957.

4) Ueber die verticillirten Siphoneen, besonders *Neomeris* und *Bornetella*. Denkschr. d. Schweiz. naturf. Gesellsch., Bd. 32, 1890, p. 35.

geschilderten Mantelscheiden aus Cellulose an den verticillirten Siphoneen *Neomeris* und *Bornetella* wachsen. Auch ihr Wachsthum dauert fort, während sie an keiner Stelle mehr mit den Protoplasten in directer Berührung stehen. Ihre Volumenzunahme durch Flächen- und Dickenwachsthum wurde von Cramer auf ca. das 150fache, in bestimmten Fällen selbst bis auf das 300fache berechnet, ohne dass ihr Lichtbrechungsvermögen nachweisbar abnahm. — Ein mit Substanzeinlagerung verbundenes, wie es scheint homogenes Membranwachsthum würde ebenfalls bei der von Correns[1]) beschriebenen Bildung vorspringender Zapfen von *Caulerpa* vorliegen. Es sind das centripetale Verdickungen der Wand, die sich besonders im Blatt reichlich vertheilt zwischen den Ansatzstellen der Balken finden. Ihre Bildung sollen sie einer nachträglichen Einlagerung in die im Wesentlichen fertige Membran und zwar vornehmlich in ihre weicheren Schichten verdanken. Diese werden an den gegebenen Stellen dicker, ohne an Zahl zuzunehmen. — Unter den Beweisen für Intussusceptionswachsthum der Membranen figurirt auch das gleitende Wachsthum, welches Krabbe[2]) zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gewählt hatte. Die im Cambium unserer Holzgewächse angelegten Elemente können ohne selbstständiges Wachsthum ihre definitive Gestalt und Grösse nicht erlangen. Ein solches selbständiges Wachsthum setzt ein Vorbeigleiten ihrer Wände aneinander voraus. Krabbe sucht nun zu beweisen, dass der hydrostatische Druck für die specifischen Differenzirungen der Elemente nicht das entscheidende Moment sein könne. Die allmähliche Aufrichtung der anfänglich horizontal verlaufenden Querwände der Tracheïden, die nach und nach eintretende Zuspitzung und das damit verbundene Ineinanderwachsen der Zellen, alles das seien Vorgänge, zu deren Erklärung hydrostatische Druckdifferenzen der Zellen, selbst unter Zuhilfenahme einer ungleichen Dehnbarkeit der Zellwände nicht ausreichen. Man sehe sich vielmehr gezwungen, ein actives Flächenwachsthum der Zellhaut durch Substanzeinlagerung in dieselbe anzunehmen. Es würde sich, vorausgesetzt dass Krabbe's Beweisführung zutreffend ist, bei dem gleitenden Wachsthum um ein Wachsthum mit activer Substanzeinlagerung handeln und zwar mit

1) Ueber die Membran von *Caulerpa*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1894, p. 363.

2) Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen, 1886.

der Einlagerung eines homogenen Stoffes. Es liegt für mich kein principieller Grund vor, Krabbe's Deutung der beobachteten Erscheinungen in Frage zu stellen, dass aber die von ihm beobachteten Thatsachen wiederum nicht zu denjenigen gehören, die nur eine Deutung zulassen, geht aus dem Umstande hervor, dass Noll[1]) sie anders zu erklären suchte und auf die Möglichkeit hinwies, sie auf Dehnung und Apposition zurückzuführen. — Um ein Wachsthum mit Einlagerung homogener Substanz handelt es sich aber wohl bei der Faltenbildung an gewissen Zellhäuten. Ich sah[2]) in den Epidermiszellen der Blumenblätter von *Clarkia pulchella* die späteren Falten als solide Leisten an den vorspringenden Kanten der Seitenwand dieser Zellen auftreten. Ueber den Wachsthumsmodus bei ihrer Bildung konnten Zweifel fortbestehen, kaum aber über die Vorgänge bei der Erweiterung, welche sie späterhin an ihren Innenkanten erfahren und durch welche sie dort zu Oesen umgestaltet werden. Da lässt es sich ohne die Annahme einer Substanzeinlagerung nur schwerlich auskommen. — Während zugegeben wurde, dass bei Krabbe's gleitendem Wachsthum die Annahme einer activen Substanzeinlagerung in die Zellhäute nicht unwahrscheinlich sei, steht es andererseits fest, dass in anderen Fällen ein Flächenwachsthum durch passive Dehnung älterer Membranlamellen und Anlagerung neuer sich vollziehen kann. Schmitz[3]), ich selbst[4]) und Berthold[5]) hatten solche Beobachtungen an den Vegetationspunkten von Algen gemacht und Noll[6]) begründete sie auf experimentellem Wege. Er zeigte vornehmlich bei *Caulerpa, Bryopsis* und *Derbesia*, dass das Wachsthum an den Vegetationspunkten mit einem continuirlichen Durchbrechen der älteren Membranlamellen durch die jüngeren verbunden ist. Auch an den Orten der Neubildung zeigte sich die alte Membran von den Anlagen gesprengt, wie von einer stumpfen Nadel durchbohrt. In keinem Falle waren ältere Membranlamellen während dieser Wachsthums-

---

1) Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenb. nat. Gesellsch., Bd. XV, 1887, p. 156 ff.

2) Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute, 1889, p. 159.

3) Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde in Bonn, 6. Dec. 1880.

4) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 189.

5) Studien über Protoplasmamechanik, 1886, p. 270.

6) Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenb nat. Gesellsch., Bd. XV, 1887, p. 121, 132, 137, 152 u. a. m.

vorgänge verdickt worden; wo ein Dickerwerden der Gesammtmembran stattgefunden hatte, war dies lediglich durch Auflagerung neuer Substanz an der Innenseite geschehen. Gegen die fortwachsende Spitze selbst nahm die Membrandicke sogar ab, und diese Erscheinung wurde um so auffälliger, je mehr man sich dem Vegetationspunkte näherte. Augenscheinlich hatte Dehnung der Membran dort stattgefunden, und es stellte das Mittel der Verdünnung im Allgemeinen den reciproken Werth der Streckung dar. — Klebs[1]) wies an Zygnemen, die durch Kultur in bestimmten Lösungen Marken an der Innenseite ihrer Zellwand erhalten hatten, mit voller Sicherheit nach, dass Appositionswachsthum durch Anlagerung neuer Membranlamellen bei ihnen erfolge. Denn die Marken entfernten sich bei weiterer Dickenzunahme der Zellhaut immer mehr von deren innerer Schicht. Bei Längenwachsthum werden die äusseren Zellwandschichten der Zygnemen, wie es scheint, allmählich gesprengt und die Ausscheidungen mit ihnen aus der Zelle entfernt. Die Gallertscheide, welche den Zellfaden umhüllt, geht aber nicht etwa durch Metamorphose aus den äusseren gesprengten Zellschichten hervor, sie folgt vielmehr der Längsstreckung der Zelle, indem immer neue Gallerttheile vom Plasma aus durch die Membran ausgeschieden werden. „Ueber den genaueren Vorgang der Gallertausscheidung," fügt Klebs hinzu, „herrscht vorläufig das tiefste Dunkel: wir stehen wieder vor dem Räthsel des Protoplasmas." [2]). Für uns ist aber dieser von Klebs sicher gestellte Vorgang im Besonderen dadurch belehrend, dass er zeigt, wie ein vom Cytoplasma ausgeschiedener Membranstoff bestimmte Zellhautschichten durchwandern kann, um in anderen, an ihrer Aussenseite gelegenen, erst zur Verwendung zu kommen. Als Membranstoff möchte ich die hier in Betracht kommende Gallerte bezeichnen, da sie eine abgeschlossene Scheide um die Zellen bildet, wenn sie andererseits auch in ihrem Verhalten „von der Zellhaut wie von den bekannten Umwandlungsproducten derselben, Schleimen, Gummiarten, ganz wesentlich" verschieden ist[3]). — An Schwärmsporenkeimlingen von *Vaucheria sessilis*, die in Wasser zu

---

1) Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. a. d. botan. Inst. in Tübingen, Bd. II, 1886, p. 373. — Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Daselbst, Bd. II, 1888, p. 515.

2) l. c., p. 376.

3) l. c., p. 413.

langen Fäden auswuchsen, liessen sich nach Klebs[1]) an den Enden ganz unzweifelhafte Sprengungen der nächst älteren, die Hervorwölbung jüngerer Zellhautkappen feststellen, ebenso an einigen in der Luft wachsenden Spitzen von *Vaucheria geminata*. An einzelnen Zweigenden, deren Längenwachsthum aus unbekannten Gründen zum Stillstand kam, wurden successive neue Zellhautkappen abgelagert, die eine sehr dicke, schön geschichtete Zellstoffmasse, die die Zweigenden ausfüllte, zusammensetzten. „Für den Fall der *Vaucheria*," fügt Klebs hinzu, „lässt sich anscheinend das Zellhautwachsthum durch die Appositionstheorie einigermassen erklären, da die Sprengungen so schnell aufeinander zu folgen scheinen, dass die Dehnbarkeit der jungen Zellhaut wohl ausreicht, wenn das letztere auch noch nicht bewiesen ist." „Wenn die Sprengung, sowie dieser Ansatz und die Verschmelzungen", heisst es an einer anderen Stelle, „sehr allmählich vor sich gegangen" sind ...... „dann erscheint die Zellwand ... als eine ganz einheitliche Haut, während aus den ... Beobachtungen sich doch ergiebt, dass dieselbe aus einzelnen Stücken zusammengesetzt ist." — Die Membranverdickung, welche sich bei gehemmtem Längenwachsthum in den Rhizoidspitzen von Charen einstellt, führte Zacharias[2]) entweder auf Anlagerung neuer Membranschichten, oder auch nur auf die Dickenzunahme der alten Zellwandung, ohne dass von einer Neubildung etwas sichtbar wäre, zurück. In diesem letzten Falle müsse eine directe An- oder Einlagerung von Cellulosetheilchen angenommen werden. An normal wachsenden Rhizoiden liesse sich das Vorhandensein von Anlagen neuer innerer Membranlamellen niemals nachweisen und es würde das Membranwachsthum dort „am ungezwungensten durch die Annahme von Intussusceptionsvorgängen, oder von einer Combination der letzteren mit Appositionsvorgängen (successive Anlagerung kleinster Cellulosetheilchen)" zu erklären sein. Für seine Auffassung der Wachsthumsvorgänge an den Rhizoidspitzen von *Chara* hat Zacharias[3]) in einer späteren Arbeit auch das Verhalten wachsender Wurzelhaare angeführt. Wenn Keimlinge von *Lepidium* 15—30 Minuten in einer Lösung von Congoroth verweilt hatten und dann weiter in feuchter Luft

1) Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. a. d. botan. Inst. in Tübingen, Bd. II, 1888, p. 514.

2) Ueber Entstehung und Wachsthum der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XX, 1889, p. 128.

3) Ueber das Wachsthum der Zellhaut bei Wurzelhaaren. Flora 1891, p. 488.

kultivirt wurden, so erfolgte das Weiterwachsen mancher Wurzelhaare, ohne dass es dabei zu Sprengungen äusserer Membranschichten kam. Die neu hinzugewachsenen Theile der Membran erschienen farblos, doch liess sich eine scharfe Abgrenzung derselben gegen die gefärbten nirgends erkennen, sie gingen vielmehr ganz allmählich ineinander über. Zacharias hält also ein durch Intussusception vermitteltes Spitzenwachsthum der Wurzelhaare unter normalen Verhältnissen für wahrscheinlich. Aehnlich äussert sich für Wurzelhaare und Rhizoide C. Sokolowa[1]), nimmt aber gleichzeitig eine Umwandlung von Protoplasma in Membranstoff dabei an und zwar ein Hineindringen des Protoplasma zwischen die Theilchen der Zellwand[2]). — Ich habe seiner Zeit angenommen[3]), dass das Wachsthum der Pollenschlauchspitze ohne Hilfe osmotischer Druckkräfte sich vollzieht. In der That entleert sich das Pollenkorn und fällt sogar gewöhnlich zusammen, während die Pollenschlauchspitze weiter wächst. Die Bildung pfropfartiger Verschlüsse in den sich entleerenden Theilen des Pollenschlauches, durch welche der Turgor der Spitze erhalten bleiben könnte, ist nicht so allgemein, als dass sie hier mit zu Hilfe gezogen werden könnte. Ich meinte aber, dass die Cohäsion innerhalb des in fortschreitender Bewegung begriffenen Protoplasma hinreichend sei, um die allem Anscheine nach an der Pollenschlauchspitze sehr weiche Haut zu dehnen. Dagegen machte Zimmermann[4]) geltend, dass die treibende Kraft des vorwärtsströmenden Plasma nur eine äusserst geringe sein könne, es ja aber immerhin möglich wäre, dass die Pollenschlauchspitze eine ganz bedeutende Dehnbarkeit besitze.

Die Zusammenstellung, welche ich über das Flächenwachsthum der Zellhäute hiermit gab, lässt einen vollen Einblick in die Schwierigkeiten gewinnen, welche sich in jedem einzelnen Falle der Deutung der beobachteten Thatsachen entgegenstellen, wenn es gilt, sie für die einzelne Wachsthumsart, mit Ausschluss der anderen, zu verwerthen. Doch eine solche, die eine Wachsthumsart eliminirende Deutung ist vielleicht heute auch nicht mehr in allen Fällen nöthig und hat jedenfalls an principieller Tragweite verloren, da es feststeht, dass beide Wachsthumsarten vorkommen

1) Ueber das Wachsthum der Wurzelhaare und Rhizoiden. Bull. de la soc. d. Naturl. d. Moscou, 1897, Sep.-Abdr., p. 50.

2) l. c., p. 80.

3) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 194.

4) Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, 1887, p. 157.

und einander nicht auszuschliessen brauchen. Für uns steht als sichere Thatsache nunmehr fest, dass beim Flächenwachsthum der Exine Substanzeinlagerung erfolgt; an einer Flächenzunahme der Membran durch Dehnung ist in anderen Fällen, so dem Schichtenwachsthum der Algen nicht zu zweifeln. So auch ist anzunehmen, dass in bestimmten Fällen Dehnung und Einlagerung zugleich im Spiele seien; beide greifen höchst wahrscheinlich bei dem Flächenwachsthum der Pollenexine ineinander, während die Annahme eines von Dehnung unabhängigen Flächenwachsthums in den von Krabbe studirten Fällen, sowie bei manchen Vorgängen der Faltenbildung von Membranen als die einfachste Deutung der gegebenen Erscheinung sich darstellt. Alle diese Erwägungen verweisen uns aber zugleich auf das Gebiet jener Controversen, die über die Bedeutung des Turgors für das Membranwachsthum noch fortbestehen. Für Dehnung der Zellhaut ist eine wenn auch noch so geringe Turgorspannung nothwendig. Dass aber keine Proportionalität zwischen Turgorspannung und Flächenwachsthum der Membran besteht, haben zahlreiche Untersuchungen erwiesen. Zugleich geht aus einer ganzen Reihe sicher constatirter Fälle hervor, dass das Protoplasma die Plasticität schon vorhandener Membranen nachträglich beeinflussen, und das besondere Verhalten bestimmter Stellen einer Membran bestimmen kann. Ich habe auf diese Beeinflussung, welche den Widerstand einzelner Membranstellen herabsetzt, ihre Dehnbarkeit erhöht, schon vor langer Zeit hingewiesen[1]), und die Arbeiten von Klebs[2]), Noll[3]) und Anderen haben eine sichere Grundlage für diese Auffassung geschaffen, so dass mit ihr heute auch bei der Beurtheilung bestimmter Wachsthumsvorgänge von Membranen zu rechnen ist.

Zu 5. Dass eine regelmässige Abwechslung von „wasserarmen" und „wasserreichen" Schichten in geschichteten Zellhäuten, wie sie früher als allgemeine Erscheinung angenommen wurde, nicht überall besteht, darauf hatten bereits Schmitz[4]) und ich[5]) hingewiesen und

---

1) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 179.

2) In der zweiten Arbeit, p. 523.

3) Beitrag zur Kenntniss der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. Arb. d. botan. Inst. in Würzburg, Bd. III, 1888, p. 519.

4) Ueber Bildung und Wachsthum der pflanzlichen Zellmembranen. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- und Heilkunde in Bonn, 6. Dec. 1880. Sep.-Abdr., p. 5.

5) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 6.

zahlreiche stark verdickte Zellhäute, z. B. an der Samenschale von *Hakea suaveolens*, zeigen deutlich solche Unregelmässigkeiten. „Bei der steten Veränderung, welche eine jede Zelle im Laufe ihres Lebens durchmacht," bemerkte schon Klebs[1]), „ist es von vornherein sehr wahrscheinlich, dass die periodisch abgelagerten Zellwandschichten nicht ganz die gleiche Qualität besitzen und in Folge dessen auch ein ungleiches Aussehen darbieten. Denn die Zellwand besteht bekanntlich nicht aus reiner Cellulose, sondern auch aus Wasser und verschiedenartigen Einlagerungen organischer wie anorganischer Natur, und alle diese Bestandtheile können in den einzelnen Schichten der Zellwand in verschiedenen Graden vorhanden sein." Solche „Substanzdifferenzen" nimmt auch Correns[2]) an in den geschichteten Steinzellen des Markes von *Podocarpus* und in den Sklerenchymfasern der Chinarinde. „Mit diesen mögen immerhin noch geringe Unterschiede im Wassergehalt verbunden sein, die jedoch gar keinen Einfluss auf die Deutlichkeit der Membranstructur haben." Die Reaction mit Phloroglucin und Salzsäure schien Correns diese Substanzdifferenz direct zu erweisen, die Schichten der Steinzellen des *Podocarpus*-Markes werden abwechselnd heller und tiefer roth gefärbt. In den Sklerenchymfasern der Apocyneen beruht hingegen nach Correns[3]) die Schichtung auf Wassergehaltsdifferenzen. Wie Mangin[4]) im Besonderen nachgewiesen hat, besteht keine pflanzliche Membran aus einem einzigen Zellhautstoff, und die Cellulose ist selbst in jungen Geweben mit Pektinverbindungen vermischt. Dann unterscheiden sich in ihrer Zusammensetzung die aufeinander folgenden Membranschichten, und sind beispielsweise in cellulosereichen Geweben die bei der Zelltheilung auftretenden Scheidewände sehr pektinreich und die Cellulose erst in vorwiegender Menge in den Verdickungsschichten vertreten. Noch auffallender werden die Unterschiede, wenn wir uns etwa ein solches Gewebe wie den Kork vergegenwärtigen, wo auf die primären, meist rasch verholzenden Wände die gleich bei ihrer Anlage suberinhaltigen secundären Verdickungsschichten

---

1) Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. a. d. botan. Inst. in Tübingen, Bd. II, 1888, p. 495.

2) Zur Kenntniss der inneren Structur etc. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIII, 1891, p. 332.

3) l. c., p. 330.

4) Recherches sur les composés pectiques. Journal de Botanique, Bd. VII, 1893, p. 336.

folgen und auf diese oft eine tertiäre cellulosereiche Verdickungsschicht[1]). Ich war seiner Zeit geneigt[2]), auch die Verholzung und Cutinisirung, welche angelegte Membranlamellen nachträglich erfahren, auf Einwanderung lebendiger Substanz und deren Spaltung im Innern der Membran zurückzuführen. Die Gründe, die mir für eine solche Einwanderung zu sprechen schienen, waren vor Allem die unter Umständen erfolgende Localisirung des Vorganges auf bestimmte, vom Protoplasten durch andere Membrantheile getrennte Schichten oder Stellen der Zellhaut[3]). Dieser Gesichtspunkt war aber vielleicht nicht stichhaltig, da ja auch, wie Klebs[4]) zeigte, die Substanz, welche das Wachsthum der Gallertscheiden bei Zygnemen besorgt, die ganze übrige Zellwand durchwandern muss, um an ihren Bestimmungsort zu gelangen. Klebs fügte freilich damals hinzu, dass wir bei der Gallertausscheidung der Zygnemen vor einem Räthsel des Protoplasma stehen, und es wird dieses Räthsel auch für die hier angesetzten Vorgänge erst durch spätere Untersuchungen zu lösen sein.

Zu 6. Der Nachweis, dass die schwächer lichtbrechenden dünnen Schichten in geschichteten Zellhäuten Stäbchenbau besitzen, ist in manchen Fällen sicher zu führen. Dass ich von diesen Fällen ausgehend die Vorstellung zu verallgemeinern suchte und mit der Bezeichnung solcher Stäbchenschichten als Anschlusslamellen eine bestimmte Vorstellung verband, damit bin ich über das Gebiet des unmittelbar Sichergestellten hinausgegangen. Immerhin glaube ich, dass meine Auffassung einige Wahrscheinlichkeit für sich hat. Ich versuchte es auch, die Stäbchenschichten der Exine als durch nachträgliches Wachsthum zu gesteigerter Ausbildung gelangte Anschlusslamellen zu deuten. Für diese meine Deutung dürfte hier weiter die grosse Verbreitung solcher Stäbchenschichten im Aufbau der Exinen geltend gemacht werden. Ihre häufige Wiederkehr in jenen Membranen liesse sich thatsächlich nur schwer begreifen, wenn sie nicht in dem allgemeinen Bau pflanzlicher Membranen begründet wären. Es giebt bei den Cynareen und Labiatifloren Pollenkörner, deren Exine auch doppelte Stäbchen-

1) Wegen der Literatur verweise ich hier auf mein Buch Ueber das Wachsthum der vegetabilischen Zellhäute, p. 137 und auf mein Botan. Practicum, III. Aufl., 1897, p. 257.

2) Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute, p. 123, 145.

3) l. c., p. 133.

4) l. c., p. 376.

schichten besitzt, und ich möchte in dieser Beziehung nur auf manche der Hugo Fischer'schen Abbildungen, so die Fig. 49 und 50 seiner Taf. III[1]), hinweisen. In Wirklichkeit zeigen die von ihm in den genannten Figuren dargestellten Querschnitte der Exine dieselbe Schichtung wie sonst geschichtete Zellhäute, nur mit gesteigerter Ausbildung der Anschlusslamellen. — Dass die dichteren Lamellen einer geschichteten Zellhaut auch aus radial gestellten stäbchenförmigen Elementen bestehen sollten, dafür fehlen zunächst die Anknüpfungspunkte. Kommt ihnen ein solcher Bau wirklich zu, so müssten ihre Elemente in einer nicht nachweisbaren Weise fest miteinander verschmolzen oder verkittet sein. Meine frühere Vorstellung, dass die Scheidewände bei Zelltheilung aus der Verschmelzung der stäbchenförmigen Elemente der Zellplatte hervorgehen, hat sich als nicht zutreffend erwiesen. Es liessen sich somit für einen der Anlage nach stäbchenförmigen Aufbau sämmtlicher Lamellen der Zellwand nur die von Zacharias[2]) bei den Rhizoiden der Characeen und verschiedenen Wurzelhaaren gemachten Beobachtungen verwenden. In der That sah Zacharias, besonders in den Rhizoidspitzen der Charen, bei gehemmtem Längenwachsthum die Membrankappen in Form von Stäbchenschichten auftreten und die Stäbchen dieser Schichten hierauf zu homogen erscheinenden Häuten verschmelzen. War der Vorgang wohl auch pathologisch gesteigert, er bleibt doch nicht minder beachtenswerth. Wie weit man die nach Wiesner's[3]) Verfahren durch Einwirkung von Chlorwasser oder Carbonisirung dargestellten „Dermatosomen“ für einen Aufbau der Zellhaut aus stäbchenförmigen Elementen heranziehen kann, mag hier dahingestellt bleiben. Auch Correns[4]) hält diese Elemente für vorgebildet, während Klebs[5]), Alfred Fischer[6]) und Pfeffer[7]) entgegengesetzter Ansicht sind, und Pfeffer im

---

1) Beiträge zur vergl. Morph. d. Pollenkörner. Breslauer Inaug.-Diss., 1890.

2) l. c., Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XX und Flora 1891.

3) Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzungsber. d. Wiener Akad., Bd. XCIII, 1886, p. 29 ff.

4) Ueber die vegetabilische Zellmembran. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVI, 1894, p. 657.

5) Einige kritische Bemerkungen zu der Arbeit von Wiesner etc. Biol. Centralblatt, Bd. VI, 1886, p. 451.

6) Zur Eiweissreaction der Zellmembran. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1887, p. 429.

7) Studien zur Energetik der Pflanzen. Abh. d. math.-phys. Kl. d. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., Bd. XVIII, 1892, p. 252, Anm. 2.

Besonderen gegen Wiesner geltend macht, dass auch aus künstlichen Cellulosemembranen, die durch Reduction von Collodiumhäutchen dargestellt werden, sich „Dermatosomen" gewinnen lassen. — Die der Bildung von Membranstoffen vorausgehenden Anordnungen der Körnchen im Cytoplasma lassen sich auch dort, wo sie beobachtet sind, für bestimmte Vorstellungen über den Bau der fertigen Zellhautlamellen nicht verwerthen, da sie, wie bestimmt anzunehmen ist, nicht in den Bau der Membran als solche eingehen, sondern nur das Material für die Membranstoffe liefern.

Durch den Nachweis eines Aufbaues sämmtlicher Lamellen einer geschichteten Membran aus radial gestellten stäbchenförmigen Elementen würden weitere Anknüpfungspunkte zu einem Vergleiche mit den Stärkekörnern geschaffen werden, doch dieser Nachweis ist zunächst noch nicht zu erbringen und wir müssen uns damit zufrieden geben, auf zahlreiche andere Uebereinstimmungen in dem Bau geschichteter Zellhäute und Stärkekörner hingewiesen zu haben.

Ueber die Bedeutung der mit Chlorzinkjodlösung sich rothgelb färbenden, reihenweise und schichtenweise angeordneten Körnchen, in welche Noll[1]) bei langsamem Aufquellen in Schwefelsäure einzelne Stellen dicker *Derbesia*-Membranen sich verwandeln sah, könnte ich nur Vermuthungen aussprechen. Die Körnchenreihen, die Mikosch[2]) auf Querschnitten durch Sklerenchymfasern von *Apocynum Venetum* nach Schwefelsäurebehandlung zwischen den breiteren Schichten abgebildet hat[3]), decken sich mit den von mir geschilderten, aus Stäbchen aufgebauten Anschlusslamellen. Was Mikosch andererseits als Stäbchenschicht an der Innenseite der Wand derselben Sklerenchymfasern beschreibt und sich nach der Einwirkung von Kupferoxydammoniak oder von concentrirter Schwefelsäure in Körnchenreihen verwandeln sieht, sind nach Correns[4]) die Längsschnittsansichten der Querlamellen, die ihre Entstehung vornehmlich einer Infiltration quer orientirter Stellen der Membran, mit einem durch Macerationsmittel ausziehbaren Stoffe ver-

---

1) Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran. l. c., p. 142.

2) Ueber die Membran der Bastzellen von *Apocynum Venetum*. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1891, p. 306.

3) l. c., Taf. XIX, Fig. 7.

4) Ueber die Querlamellirung der Bastzellmembranen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1893, p. 411.

danken[1]). Diese Infiltration erhöht ihre Dichte. Correns[2]) konnte an vollkommen ausgetrockneten, stark querlamellirten Sklerenchymfasern von *Apocynum androsaemifolium*, die er in Alkohol untersuchte, einen gekammerten Bau der Membran weiterhin feststellen. Dieser Bau zeigte sich auf die querlamellirten Partien der Membran beschränkt, und ging verloren, wenn durch längeres Liegen in Javelle'scher Lauge auch die Querlamellirung beseitigt wurde. Die Kammerbildung zeigte sich somit von denselben Ursachen abhängig, welche die Querlamellirung bedingen. Die mit Luft beim Austrocknen sich füllenden Kammern treten in den weniger dichten, die dichteren Querlamellen trennenden Streifen auf und verdanken, nach Correns, ungleicher, durch ungleiche Vertheilung des Wassergehalts verursachter Schrumpfung ihre Entstehung. Ueber den ursprünglichen Aufbau der Membran klärt uns diese Erscheinung somit in keiner Weise auf.

Ergebnisse.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung lassen sich in wenigen Worten zusammenfassen: Die Zellhautstoffe sind Producte des Protoplasma. Sie werden, um Zellhäute zu bilden, entweder auf der Oberfläche des Protoplasten ausgeschieden, oder verbleiben im Innern des Protoplasten, um dort mannigfache Ausgestaltung zu erfahren. In manchen Fällen (Massulaanlagen von *Azolla*) wird eine gegebene Cytoplasmamasse nachweisbar ohne sichtbaren Rest in Membranstoff verwandelt, so dass es sehr wahrscheinlich erscheint, dass der Zellhautstoff ein Spaltungsproduct der Substanz des Cytoplasma sei. Die Zellhäute wachsen in die Fläche durch passive Dehnung und gleichzeitige Anlagerung neuer Membranlamellen oder durch active Substanzeinlagerung. Das Dickenwachsthum der Zellhäute erfolgt in den Geweben im Allgemeinen durch Anlagerung neuer Membranlamellen, diese Membranlamellen erfahren meist keine weitere Dickenzunahme durch active Substanzeinlagerung, wohl aber mehr oder weniger weit gehende Veränderungen durch passive Infiltrationen und Incrustationen. In bestimmten Fällen, so im Besonderen bei frei entwickelten, oder

1) Zur Kenntniss der inneren Structur der vegetabilischen Zellmembran. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVIII, 1887, p. 298 ff.

2) Ueber die Querlamellirung etc. l. c., p 414.

aus dem Verbande tretenden Zellen, findet ein nachträgliches, oft mit bezeichnenden Gestaltungsänderungen verbundenes Dickenwachsthum der angelegten Membranlamellen durch active Substanzeinlagerung statt. Wird in der bisher üblichen Weise das Wachsthum durch Anlagerung als Appositionswachsthum, das Wachsthum durch Einlagerung als Intussusceptionswachsthum bezeichnet, so greifen beide, getrennt oder vereint, in das Flächen- und Dickenwachsthum der Zellhäute ein.

Ich begnüge mich mit der Anführung dieser Ergebnisse, erstens, weil sie sicher gestellt sind, zweitens, weil in ihnen die Antwort auf die Fragen gegeben ist, die ich mir bei der Wiederaufnahme meiner Membranuntersuchungen stellte. Für andere Ergebnisse, die ich nicht allgemein zu begründen vermochte, oder nur für wahrscheinlich erklärte, oder die mir nebensächlich erscheinen, möchte ich auf den ausführlichen Theil verweisen.



Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV.

Fig. 1 – 8. *Lilium Martagon* (Pollenmutterzellen mit Chrom-Osmium-Essigsäure fixirt, mit Safranin-Gentiana-Orange gefärbt. Vergr. 1600).

Fig. 1. Vermehrung der Verbindungsfäden.
Fig. 2 und 3. Anlage der Zellplatte.
Fig. 4—8. Spaltung der Zellplatte. Anlage der Scheidewand.

Fig. 9. *Lilium Martagon* (Theil eines reifen Pollenkorns, mit Chrom-Osmium-Essigsäure fixirt, mit Safranin-Gentiana-Orange gefärbt. Vergr. 1600).

Fig. 9. Einen Theil der generativen Zelle und das angrenzende Cytoplasma der vegetativen Zelle zeigend.

Fig. 10. *Vaucheria repens* (durchschnittenes Schlauchende im Abschluss begriffen. In mit Congoroth versetzter Zuckerlösung. Vergr. 400).

Fig. 10. Die im Abschluss begriffene Stelle hat sich in ihrer Mitte zu einem warzenförmigen Fortsatz vorgestreckt, dessen neu erzeugte Membran besonders stark verdickt wurde; *m* die alte Schlauchmembran am entleerten Theile.

Fig. 11—16. *Cuphea Zimapani* (Epidermis der reifenden Samenschale mit Alkohol fixirt, mit Safranin-Gentiana-Orange gefärbt. Vergr. 1600).

Fig. 11—16. Aufeinander folgende Stadien der Schlauchbildung aus dem cytoplasmatischen Zellinhalt an verschiedenen Stellen der Zelle. In Fig. 13 bei *s* Queransichten der Schlauchanlage.

Fig. 17—20. *Azolla filiculoides* (Inhaltstheile der Mikrosporangien. Alkohol-Material mit Safranin-Gentiana-Orange gefärbt. Vergr. 1600).

Fig. 17. Ein Theil des aus den Tapetenzellen erzeugten, zwischen den Mikrosporen befindlichen Plasmodiums, vor Beginn der Blasenbildung um die Mikrosporen.

Tafel XVI.

Fig. 18. Einwanderung des Plasmodiums in eine Massulablase; nur ein kleiner und zwar der rechte Theil derselben dargestellt; *p* eine zwei Massulablasen trennende Plasmodiumschicht.

Fig. 19. Eine Kammer nebst Umgebung aus einer fast fertigen Massula.
Fig. 20. Oberer Theil einer eben angelegten Glochide.

Fig. 21—26. *Knautia magnifica* (Pollen in verschiedenen Entwickelungszuständen, in Alkohol fixirt, zum Theil mit Safranin-Gentiana-Orange, zum Theil nur mit Safranin gefärbt. Fig. 26 400 Mal, die anderen Figuren 1600 Mal vergrössert).

Fig. 21. Ganz junge Exine, noch ohne sichtbare Schichtung, mit der linsenförmig angeschwollenen späteren Austrittsstelle.

Fig. 22. Exine mit sichtbar werdender Lichtlinie, einer Andeutung der Schichtung.

Fig. 23—25. Aufeinander folgende Stadien der Ausbildung der Exine bis zum fertigen Zustand. In Fig. 24 und 25 eine Austrittsstelle getroffen. In Fig. 25 auch die Intine schon vorhanden und dargestellt.

Fig. 26. Bei *a* die fertige Exine und Intine des reifen Pollenkorns, bei *b* ein ganz junges Pollenkorn, im Augenblicke wo die Schichtung der Exine kenntlich wird.

Fig. 27—32. *Althaea rosea* (Pollen in verschiedenen Entwickelungszuständen, in Alkohol fixirt, mit Safranin-Gentiana-Orange oder Safranin allein gefärbt. Vergr. 1600).

Fig. 27. Erste Anlage der polleneigenen Zellhaut; der Protoplast hat sich von ihr an mehreren Stellen zurückgezogen; *m* der innere Umriss der Mutterzellhaut.

Fig. 28. Die Pollenhaut schon wesentlich stärker, es beginnt sich eine Lichtlinie in ihr zu zeichnen; *m* der innere Umriss der Mutterzellhaut.

Fig. 29—31. Die nächstfolgenden Entwickelungszustände der Exine in Fig. 29 und 31; in Fig. 30 Oberflächenansicht des Protoplasten auf dem der Fig. 29 entsprechenden Stadium. In Fig. 31 die Differenzirung im äusseren Theil der Exine schon deutlich, die Stachelanlage bereits fortgeschritten, die Anlage der Verdickungsschicht der Exine erkennbar.

Fig. 32. Stücke der Exine, der anschliessenden Intine und des an diese grenzenden Inhalts im reifen Pollenkorn.

Fig. 33 und 34. *Clematis Vitalba* (Markzellen aus einem älteren Stammtheile, Alkohol-Material nach Safranin-Färbung. Vergr. 1600).

Fig. 33. Die Schichten an den Anschlusslamellen zum Theil von einander getrennt; bei * die Stäbchen einer Anschlusslamelle ungewöhnlich stark entwickelt.

Fig. 34. Anschluss der Verdickungsschichten an einem Tüpfel.

Die regulatorische Bildung von Diastase durch Pilze.

Von

Julius Katz.

Es ist bekannt, dass sowohl bei den höheren als auch bei den niederen Pflanzen Diastase gebildet wird[1]) und es braucht nur an das Vorkommen derselben in den keimenden Getreidekörnern, in den grünen Blättern der Phanerogamen, sowie an die Ausscheidung von Diastase durch *Aspergillus niger, glaucus*[2]) und *oryzae*[3]), wie auch durch viele Bakterien[4]) erinnert zu werden.

Inwieweit aber diese Diastasebildung bei den Pflanzen durch äussere Umstände beeinflusst und also in selbstregulatorischer Weise von der Pflanze bewirkt wird, ist bislang noch wenig untersucht. Die Angaben, die hierüber vorliegen, sind folgende:

1. Für die Bakterien giebt Fermi an[5]), dass die Bildung von Fermenten durch die Zusammensetzung des Nährbodens beeinflusst wird und zwar, dass gewöhnlich auf eiweissfreiem Substrat keine Fermente gebildet werden.

2. Wortmann[6]) fand ebenfalls bei seinen Untersuchungen, dass verschiedene Nährsubstrate die Diastaseausscheidung der Bakterien beeinflussen. Nach seinen Angaben sollen die Spaltpilze erst dann zur Ausscheidung von diastatischem Ferment veranlasst werden, wenn ihnen keine bessere oder leichter assimilirbare Kohlenstoffquelle als Stärke zu Gebote steht. Zu den besseren Kohlen-

---

1) Wortmann, Diastat. Enzyme in Pflanzen. Botan. Zeitung 1890, p 581 ff. Hier ist die gesammte Literatur über den Gegenstand bis zum Jahre 1890 aufgeführt. — Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1897, II. Aufl., Bd. I, p. 361, 506.

2) Duclaux, Chimie biolog., p. 193, 195 und 210.

3) Büsgen, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. III.

4) Wortmann, Zeitschr. f. physiol. Chem. 1882, Bd. VI, p. 287—329.

5) Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde, Bd. X, p. 401—408.

6) Zeitschr. f. phys. Chemie 1882, Bd. VI, p. 287—329.

stoffquellen rechnet er neben den Zuckerarten auch Tartrate. Ausserdem fand **Wortmann**, dass die Fermententwickelung bei Sauerstoffmangel nicht vor sich geht. Zu seinen Versuchen benutzte er Gemische von Bakterien, die er aus faulenden Bohnen und Kartoffeln erhielt. Seine Versuche sind daher nicht ganz einwandfrei, da die Untersuchungsobjecte nicht einheitlich waren.

3. Sodann kommen hier noch Untersuchungen von **Brown** und **Morris**[1]) in Betracht, welche nachgewiesen haben, dass die Diastasebildung der Grasembryonen gänzlich aufgehoben wird, wenn man dieselben in genügend concentrirten Lösungen von Rohrzucker oder anderen Zuckerarten wachsen lässt. In analoger Weise zeigen sie für ein ebenfalls in den Grasembryonen vorkommendes cellulose-lösendes Ferment, dass die Abwesenheit von Zucker begünstigend auf die Ausscheidung des ersteren wirkt.

4. Zuletzt seien hier noch die Angaben von **Pfeffer**[2]) über die Elektion der organischen Nahrung angeführt, nach denen die Deckung eines Stoffes durch einen anderen abhängig ist von der Menge des deckenden Stoffes.

Da nun durch die angeführten Arbeiten erst in sehr beschränktem Maasse klargestellt ist, wo und inwieweit eine Regulation von Fermentausscheidungen durch die Pflanze selbst bewirkt wird, unternahm ich es auf Anregung des Herrn Geheimen Hofrath Prof. Dr. **Pfeffer**, die Beeinflussung der Diastasebildnug durch verschiedene Nährsubstrate an einigen Pilzen zu untersuchen und es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank zu sagen für das fördernde Interesse, das er mir stets bei meinen Arbeiten entgegengebracht hat.

Zu den folgenden Versuchen wurden *Penicillium glaucum*, *Aspergillus niger* und *Bacillus megatherium* verwandt, da sich diese Pilze durch einige Versuche als besonders geeignet für unsere Zwecke erwiesen, während z. B. *Bacillus subtilis* und *Bacterium termo* sich weniger gut eignen.

Der Heubacillus zeigt sich nämlich gegen Aenderungen der Nährsubstrate, die bei den Untersuchungen unumgänglich nöthig

---

1) Botan. Zeitung 1892, p. 464.

2) Jahrb. f. wiss. Botanik 1895, Bd. XXVIII, p. 237.

waren, sehr empfindlich. In meinen Versuchen erzeugte er nur dann Diastase, wenn in der Nährlösung Pepton zugegen war, ein Ergebniss, das sich auch mit Fermi's Angaben deckt.

Mit einem Bakteriengemisch, wie es beim Faulen einer Erbse auftritt, erhielt ich schwankende und nicht untereinander übereinstimmende Resultate, was sich wohl durch das Vorherrschen der einen oder der anderen Form erklären dürfte.

Methodik.

Bei den folgenden Versuchen handelt es sich nun hauptsächlich darum, festzustellen, ob und bis zu welchem Grade die Gegenwart anderer organischer Nährstoffe als Stärke die Bildung von Diastase beeinflusst. Da nun zur Einleitung der Bildung von Diastase Stärke, wenn überhaupt, jedenfalls nur in minimalen Mengen nöthig ist, so wurde die Stärke in stets gleicher geringer Quantität zugesetzt, dient also bei unseren Versuchen nur als Indicator für das Auftreten der Diastase.

Die bezüglich ihrer Wirkung auf die Fermentausscheidungen geprüften Stoffe dagegen wurden in verschiedener Concentration geboten, um festzustellen, bei welcher Menge bereits eine Verlangsamung resp. eine gänzliche Hemmung der Diastasebildung durch dieselben bewirkt wird.

Ich verwandte zu den Versuchen durchgehends eine nach dem Lintner'schen Verfahren[1]) hergestellte lösliche Stärke, da es sich zeigte, dass bei Anwendung von gewöhnlicher Weizen- oder Kartoffelstärke die letzten noch unter dem Mikroskop mit Jodlösung nachweisbaren Stärkepartikelchen (sog. Stärkeskelette) selbst einer Tage langen Einwirkung von Diastase widerstehen.

Sämmtliche Lösungen enthielten als organische Nahrung in 100 ccm:

Monokaliumphosphat	0,0116 g
Kaliumnitrat	0,0116 g
Calciumnitrat	0,0465 g
Magnesiumsulfat	0,0233 g
Natriumchlorid	0,0070 g

1) Erdmann's Journal f. prakt. Chemie 1886, Bd. 34, p. 378.

Als Stickstoffquelle wurde in allen Lösungen ausser den obigen Nitraten noch 0,15 g Ammoniumnitrat geboten, während in einigen besonderen Fällen auch noch 0,5 % Pepton resp. 0,5 % Asparagin gegeben wurde.

Ausser 0,15 % Stärke, die in allen Lösungen vorhanden war, wurden den Lösungen dann noch folgende organische Stoffe behufs Prüfung auf ihre Einwirkung auf die Diastasebildung zugesetzt:

Rohrzucker, Traubenzucker, Milchzucker, Maltose, Glycerin, Weinsäure resp. Tartrate und Chinasäure.

Der Gehalt der Lösungen an diesen Stoffen war verschieden und wird bei den weiter unten näher beschriebenen Versuchen jedesmal angegeben werden, wobei zu bemerken ist, dass sich der angegebene Procentgehalt auf 100 ccm bezieht.

Die Herstellung der Lösungen geschah in der Weise, dass die Stärke mit der Auflösung der anorganischen Nährsalze kalt angeschüttelt wurde, nach Zusatz der anderen Stoffe kochendes Wasser zur Verkleisterung der Stärke zugegeben und nach dem Erkalten die Flüssigkeit auf das richtige Volumen aufgefüllt und filtrirt wurde.

Mit je 20 ccm der fertigen Lösung wurden alsdann kleine Erlenmeyer'sche Kochkölbchen beschickt, zweimal je eine Stunde in strömendem Wasserdampf sterilisirt und waren so zur Impfung vorbereitet. Freie Säuren wurden vor dem Erhitzen durch Ammoniak neutralisirt, um eine Verzuckerung der Stärke zu verhindern. Für *Penicillium*- und *Aspergillus*-Kulturen wurde dann nach dem Sterilisiren wieder mit einigen Tropfen verdünnter Phosphorsäure schwach angesäuert.

Die Infection der Kölbchen mit Bakterien geschah in der üblichen Weise, während die Sporen von *Aspergillus* und *Penicillium* vorher in einigen Cubiccentimetern sterilisirten destillirten Wassers vertheilt wurden, von dem einige Tropfen zur Impfung dienten.

Die Kulturen kamen in den Dunkelschrank des Wärmzimmers, in dem ganz constante Temperaturen herrschen. Die bei den verschiedenen Pilzen angewandten Temperaturen werden jedesmal bei den Versuchen angegeben werden. Der Zutritt des Lichtes wurde deswegen ausgeschlossen, weil dasselbe in noch nicht genau festgestellter Weise auf den Stoffwechsel der Pilze einwirkt und zudem über die Einwirkung des Lichtes auf Pilze von verschiedenen

Autoren venschiedene sich theilweise widersprechende Angaben gemacht worden sind[1]).

In den Kulturen nahm ich täglich eine Prüfung auf das Vorhandensein resp. Verschwinden der Stärke vor, indem ich mit einer Platinöse einen Tropfen der Kulturflüssigkeit herausnahm und aut einem Objectträger mit einem Tropfen einer stark verdünnten Jodjodkaliumlösung zusammenbrachte. Trat keine Bläuung mehr ein, so wurden 5 ccm der Kulturflüssigkeit in einem Reagircylinder einmal aufgekocht und dann die Prüfung mit Jodlösung wiederholt, da, wie Wortmann[2]) gefunden hat, die Pilze häufig die in der Flüssigkeit suspendirten Stärketröpfchen mit ihrer Gallerte einhüllen und dadurch der Einwirkung des Reagenzes entziehen.

Ich gehe nun zur Beschreibung der einzelnen Versuche über.

Versuche mit *Penicillium glaucum*.

Dieser Pilz scheidet wie bekannt neben anderen Fermenten auch reichliche Mengen Diastase aus[3]) und ich überzeugte mich auch davon durch einen Versuch, bei dem ich *Penicillium* in einer Flüssigkeit kultivirte, die als Kohlenstoffquelle nur 0,25 % Stärke enthielt. Letztere war schon nach zwei Tagen verschwunden, ein Beweis, dass thatsächlich Diastase gebildet wird und zwar in einer solchen Menge, dass dieselbe ausreichend ist, die bei den folgenden Versuchen stets in gleichbleibender Quantität zugesetzte Stärke in kurzer Zeit zu verzuckern.

Die Kulturen wuchsen bei einer Temperatur von 25,5° C.

Bietet man dem Pilz weiter keine andere organische Nahrung als Stärke, so entwickelt er sich freilich nicht sehr üppig. Durch einen Zusatz von Rohrzucker wird das Wachsthum ganz bedeutend gefördert und beschleunigt, aber schon in 1,5proc. Rohrzuckerlösung wird die Diastaseproduction derartig herabgesetzt, dass sie nicht mehr ausreicht, die zugesetzte Stärke zum Verschwinden zu bringen,

---

1) Bonnier u. Mangin, Annales de sciences naturelles VI, 17, 210 und VII, 2, 365. — Elfving, Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze. Helsingfors 1890. — Ziegenbein, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXV, p. 563. — Wehmer, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1891, p. 165. — Krensler, Landwirthsch. Jahrb. 1887, p. 716.

2) Botan. Zeitung 1890, No. 37 ff., p. 581 ff.

3) Bourquelot, Compt. rend. de la soc. de Biolog. 1893, p. 653. — Hansen, Flora 1889, p. 88.

trotzdem doch gerade in Folge des schnelleren Wachsthums eine viel bedeutendere Menge Pilzsubstanz für die Secretion der Diastase in Frage kommt.

Ganz geringe Zuckermengen, z. B. 0,05 % dagegen sind nicht im Stande, eine Deckung der Stärke hervorzubringen, während selbstverständlich noch höhere Concentrationen als die oben angegebene von 1,5 %, also beispielsweise eine solche von 15 % Rohrzucker stets eine vollständige Deckung zur Folge hat, ebenso wie sich auch bei Versuchen mit 2 % Traubenzucker dasselbe Resultat ergab.

Dass diese Deckung nicht etwa auf Rechnung einer rein chemisch-physikalischen Einwirkung des Zuckers auf die Diastase zu setzen ist, geht aus den Versuchen von Kjeldahl[1]) und Tammann[2]) hervor, nach denen erst sehr hohe Concentrationen von Zucker, die für unsere Zwecke nicht mehr in Betracht kommen, die Wirkung der Diastase auf Stärke verhindern oder merklich verlangsamen.

Ich selbst überzeugte mich auch noch davon, indem ich Diastase, die durch Extrahiren 3 Tage alter Gerstenkeimlinge mit dem $2^1/_2$-fachen Gewicht 20proc. Alkohol frisch bereitet war, mit Stärke in zuckerfreier und zuckerhaltiger Lösung zusammenbrachte. Die bei diesen Versuchen verwandten Lösungen enthielten nach dem Versetzen mit dem dritten Theile ihres Gewichtes obiger Diastaselösung bezw.:

1. 0,18 % Stärke,
2. 0,18 % Stärke und 7,5 % Rohrzucker,
3. 0,18 % Stärke und 22,5 % Rohrzucker.

Ich prüfte nun alle Minuten auf das Vorhandensein von Stärke und konnte in der zuckerfreien Flüssigkeit bereits nach 5 Minuten die vollständige Verzuckerung der Stärke constatiren, während dieselbe bei dem Versuche mit 7,5 % Rohrzucker erst nach 7 Minuten und bei 22,5 % Zucker nach 15 Minuten beendet war. Aus diesen Versuchen geht klar hervor, dass bei den bei meinen Kulturversuchen angewandten Concentrationen des Zuckers in den Nährlösungen von einer Aufhebung der Diastasewirkung durch den Zuckerzusatz nicht die Rede sein kann, sondern nur eine Verlangsamung in dem Verlauf derselben beobachtet wird, die jedoch in

1) A. Meyer, Unters. über die Stärkekörner, 1895.
2) Zeitschr. f. phys. Chemie 1895, Bd. XVI, p. 271.

der Versuchsanordnung bei 22,5 % Zucker erst 15 Minuten beträgt und also in Rücksicht auf die tagelange Einwirkung der Pilzdiastase, wie sie bei den Kulturen statthat, für unsere Zwecke vollständig belanglos ist. Wir sind daher gezwungen, dem Zucker neben einer geringen nicht in's Gewicht fallenden chemischen Einwirkung auf die Diastasewirkung vor Allem eine physiologe Wirkung auf das Pilzprotoplasma zuzuschreiben.

Es könnte nun noch die Frage aufgeworfen werden, ob bei *Penicillium*, das ja real stets zur Bildung von Diastase befähigt ist, auf einem zucker- und stärkehaltigen Substrat wohl Diastase im Innern gebildet, aber nicht nach aussen secernirt wird, ob also nur dieserhalb eine Wirkung auf die Stärke der Nährlösung unterbleibt.

Um dies zu entscheiden, kultivirte ich in drei Krystallisirschalen von ca. 20 cm Durchmesser grössere Mengen von *Penicillium* auf einer Lösung, die die üblichen Nährsalze sowie 0,25 % Stärke und 2 % Rohrzucker enthielt, wobei selbstverständlich geradeso wie in den anderen Versuchen sterilisirt war, und die Schalen nach Art der Petrischälchen mit grösseren Schalen bedeckt waren.

Nach 8 Tagen waren starke Pilzrasen gebildet, die herausgenommen und zwischen Fliesspapier möglichst von aller anhaftenden Feuchtigkeit befreit wurden. Darauf wurden die Decken mit gewaschenem, reinem, scharfkantigem Quarzsand zu einem feinen Brei zerrieben und dieser Brei 24 Stunden lang mit Wasser macerirt, wobei zur Verhütung von Bakterienentwickelung etwas Aether zugesetzt wurde. War nun Diastase im Innern des Protoplasmas gebildet, so musste sie nach dieser Behandlung in den wässerigen Auszug übergehen und hätte dann durch ihre Einwirkung auf Stärke sich zu erkennen geben müssen.

Die abfiltrirte Macerationsflüssigkeit liess jedoch nach dem Vermischen mit gleichen Theilen einer 0,25proc. Stärkelösung selbst nach 24 Stunden keine Einwirkung auf die Stärke erkennen. Daraus folgt also mit aller Bestimmtheit, dass bei einem Gehalt der Kulturflüssigkeit von 2 % Rohrzucker nachweisbare Mengen Diastase innerhalb des Protoplasmas nicht gebildet werden, während andere Repräsentanten aus der Gruppe der Kohlehydrate noch in höheren Concentrationen keinen so starken Einfluss auf die Diastaseproduction seitens des Pilzes ausüben, wie dies die folgenden Versuche lehren werden.

Von anderen Zuckerarten wurde Maltose und Milchzucker auf die Fähigkeit, Diastasebildung zu verhindern oder zu verlangsamen, untersucht und zwar wurden beide Stoffe sowohl in 3- als auch in 10proc. Lösung angewandt.

Die verwandte Maltose war ein chemisch reines, weisses, von Dr. G. Grübler in Leipzig bezogenes Präparat.

Auf der 3proc. Lösung wuchs *Penicillium* ausgezeichnet und hatte am 7. Tage alle Stärke verzuckert. Es zeigte sich hier also wohl eine bedeutende Verlangsamung in der Wirkung, also auch wohl eine Verminderung in der producirten Menge der Diastase, wogegen eine gänzliche Aufhebung derselben nicht eintritt. Denn ohne Maltosezusatz verschwand die Stärke bereits am 2. Tage, während dies bei 3 % Maltosezusatz erst nach 7 Tagen erfolgte, wobei ausserdem nicht ausser Acht zu lassen ist, dass die auf Maltose in diesen 7 Tagen gewachsene Pilzdecke vielleicht das 10fache von der ohne Maltose gewachsenen Decke betrug. Es ist also das in reiner 0,25proc. Stärkelösung ausgeschiedene Diastasequantum auf Zeiteinheit und die gleiche Menge Pilzsubstanz berechnet ein ganz bedeutend (etwa dreissig bis vierzigmal) grösseres als das in der maltosehaltigen Flüssigkeit erzeugte.

In 10proc. Maltoselösung verlangsamte sich das Verzuckern der Stärke noch mehr und war erst am 14. Tage vollständig beendet.

Die Kulturen auf Milchzucker verhielten sich ähnlich, wenn auch etwas abweichend. In 3proc. Lösung wächst der Pilz ebenfalls sehr gut, ungefähr gerade so wie auf dünnen Rohrzuckerlösungen, aber eine Deckung der Stärke wird nicht erreicht, letztere ist vielmehr schon am 5. Tage nicht mehr nachzuweisen. Wohl aber findet eine vollständige Deckung der Stärke statt, wenn man die Menge des Milchzuckers auf 10 % erhöht.

Von Versuchen, die ich mit Erythrodextrin anstellte, will ich nur beiläufig erwähnen, dass dieser Stoff in 4proc. Lösung nicht im Stande ist, die Verzuckerung der Stärke zu verhindern.

Aus allen diesen Versuchen folgt, dass von den Kohlehydraten nur die sehr leicht hydrolisirbaren Zuckerarten, wie Rohr- und Traubenzucker, schon bei verhältnissmässig niedriger Concentration die hydrolytische Spaltung der Stärke durch *Penicillium glaucum* unterdrücken, dass aber bei den anderen Zuckerarten eine viel höhere Concentration erforderlich ist, um denselben Erfolg zu erzielen.

Es lag nun nahe, zu versuchen, ob ausser den bislang untersuchten Kohlehydraten auch noch andere leicht assimilirbare Kohlenstoffquellen die Diastasebildung verhindern können. Zu diesem Zwecke wurden hauptsächlich Chinasäure, Glycerin und Weinsäure in Betracht gezogen, auf denen *Penicillium* vorzüglich gedeiht.

Die zu den Versuchen benutzten Chinasäurelösungen wurden vor dem Sterilisiren mit Ammoniak vollständig neutralisirt, um eine Hydrolysirung der Stärke durch das Erhitzen in saurer Lösung zu verhindern. Vor der Impfung wurde die Kulturflüssigkeit mit einigen Tropfen verdünnter Phosphorsäure ganz schwach wieder angesäuert.

Auf 3proc. Chinasäurelösung wächst *Penicillium glaucum* ausgezeichnet, ja sogar so gut, dass bei gleichzeitiger Aussaat die Chinasäurekulturen solche auf Milchzucker und Maltose von gleicher Concentration bereits am 3. Tage ganz bedeutend an Ueppigkeit des Wachsthums überholt hatten. Eine nennenswerthe Verminderung der Diastasebildung war nicht zu bemerken, denn am 4. Tage war in den Kulturen keine Stärke mehr nachweisbar.

Dass die Chinasäure, trotzdem *Penicillium* sehr gut darauf gedeiht, durchaus nicht geeignet ist, hemmend auf die Diastasebildung zu wirken, tritt noch deutlicher bei Kulturen hervor, die auf 10proc. Lösung dieses Nährstoffes gezogen wurden. Hierbei bildeten sich erst nach einigen Tagen vereinzelte kleine Räschen, die aber bereits alle Stärke aufgezehrt hatten, als sie noch nicht viel mehr als stecknadelknopfgross waren. Es kann also der Pilz auf Chinasäurelösungen höherer Concentration sich nur schlecht entwickeln, während andererseits durch diese grösseren Mengen Chinasäure die Diastaseproduction nicht gehemmt wird. Ausserdem lehrt dieser Versuch, dass auch schlechtes Wachsthum des Pilzes durchaus nicht die Diastasebildung desselben beeinträchtigt.

Glycerin wurde als 4proc. Lösung neben den üblichen Nährsalzen und 0,25 % Stärke geboten, jedoch mit negativem Erfolg, da die Stärke bereits am 6. resp. 7. Tage verschwunden war.

Weinsäure wurde als eine 2proc. Kaliumtartratlösung angewandt, da der Pilz stärkere Concentrationen nicht gut verträgt, während er bei 2 % sehr gut gedeiht. Doch hatte er die Stärke am 5. Tage aufgezehrt.

Rekapituliren wir nun noch einmal, so sehen wir, dass von den untersuchten Stoffen in erster Linie Traubenzucker und Rohrzucker, sodann aber auch Milchzucker und Maltose, letztere beiden

jedoch nur, wenn sie in etwas höherer Concentration gegeben werden, im Stande sind, die Entwickelung und Ausscheidung von Diastase bei *Penicillium glaucum* zu unterdrücken, während die übrigen untersuchten Stoffe jedenfalls nur geringen Einfluss auf die Production der Diastase haben.«

Allgemeiner ausgedrückt heisst dies, dass eine Hemmung der Diastasebildung dann eintritt, wenn solche Stoffe, die durch die Diastase gebildet werden, bereits vorhanden sind, und dass andere Stoffe, auch wenn sie gute Nährstoffe sind, keine Hemmung der Diastasebildung zu Stande bringen. Es wird also eine Deckung der Stärke nicht schlechthin durch anderweitige gute Ernährung des Pilzes bewirkt, sondern sie tritt auf als Folge eines Reizes, der von den Spaltungsproducten der Stärke, in unseren Versuchen also den Zuckerarten, auf das Pilzprotoplasma ausgeübt wird.

Wie wir später bei *Aspergillus niger*, der überhaupt grössere Mengen Ferment bildet, sehen werden, wird auch bei Abwesenheit von Stärke Diastase gebildet, doch ist anzunehmen, wenn es auch noch nicht bewiesen ist, dass die Gegenwart von Stärke die Ausscheidung des Fermentes beschleunigt.

Ausser Diastase, deren regulatorische Bildung in vorliegender Arbeit allein studirt wurde, erzeugt *Penicillium glaucum* nun auch noch andere Fermente[1]), wie z. B. peptonisirende, und kann nach dem vorher Gesagten wohl geschlossen werden, dass die Production dieser anderen Fermente durch die Hemmung der Diastase nicht gestört wird.

Nun wird von Fermi[2]) angegeben, dass ein eiweisshaltiger Nährboden die Ausscheidung von Fermenten bei den Bakterien begünstige und es war daher nicht ausgeschlossen, dass sich *Penicillium* bezüglich seiner Diastasebildung ähnlich verhalten möchte.

Bei den Versuchen, die ich in dieser Richtung anstellte, zeigte sich denn auch, dass die Diastasebildung durch die Gegenwart von Pepton beschleunigt wird, wenn auch im Allgemeinen nur eine gewisse Verschiebung in den Grenzwerthen beim Verschwinden der Stärke zu constatiren war.

Auf Lösungen, die neben 0,25 % Stärke noch 0,5 % Pepton enthielten, ebenso auch nach einem weiteren Zusatze von 0,5 %

---

1) Beyerink, Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde 1895, Bd. I, No. 6, p. 221—229.

2) Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde 1891, Bd. X, p. 405.

Liebig'schen Fleischextract gedieh der Pilz vorzüglich, was nicht auffällt, da durch diese Zusätze der Nährwerth der Lösung stark gesteigert wird. Die Verzuckerung der Stärke ging wie in den Versuchen, bei denen Stärke als einzige organische Nahrung geboten war, sehr schnell von statten.

Bei Versuchen nun mit 1,5 % Rohrzucker und 0,5 % Pepton ergab sich die interessante Thatsache, dass durch den Peptonzusatz eine Diastaseproduction veranlasst wurde. Während sonst bei 1,5 % Rohrzucker keine oder nur eine unvollständige Verzuckerung stattfand, verschwand in den peptonhaltigen Lösungen die Stärke am 9. Tage vollständig.

Die schon oben erwähnte Beschleunigung in der Diastasebildung bei Zusatz von Pepton zu milchzucker-, maltose-, tartrat- und glycerinhaltigen Nährflüssigkeiten mag folgende kleine Tabelle illustriren, aus der hervorgeht, dass Pepton das Verschwinden der Stärke durchschnittlich um einen Tag beschleunigt.

Die Stärke verschwand in den Kulturen, welche neben Stärke und anorganischen Salzen enthielten:

als organische Nahrung	mit Peptonzusatz	ohne Peptonzusatz
4,5 % Milchzucker	am 3. Tage	am 4. Tage
3 „ Maltose	„ 3. „	„ 6. „
4 „ Glycerin	„ 6. „	„ 6.—7. „
2,5 „ Ammontartrat	„ 3. „	„ 4. „

Um nun zuletzt noch zu versuchen, die Diastasewirkung durch ein diastasefällendes Mittel zu verhindern, kultivirte ich das *Penicillium* auf einer Lösung mit 0,3 % Tannin, 0,25 % Stärke und 0,05 % Zucker. Letzterer war in der minimalen Menge zugesetzt, um ein schnelleres Wachsen des Pilzes zu veranlassen, ohne durch die geringe Quantität hemmend auf die Diastasebildung zu wirken. Bei diesem Versuche verschwand nun die Stärke am 5. Tage und zu der Zeit war noch Tannin in Lösung. Es scheint also eine Verlangsamung der Diastasewirkung nachweisbar zu sein, doch wäre es auch nicht unmöglich, dass die in Lösung befindliche Stärke allmählich durch das zugleich anwesende Tannin niedergeschlagen und dadurch dem Nachweis entgangen ist, so dass es derzeit nicht möglich ist, sichere Schlüsse aus diesem Versuche zu ziehen.

Da sich nun bei allen bislang mitgetheilten Versuchen herausstellte, dass die Lösungen nach einigen Tagen ziemlich stark sauer reagirten, was wohl durch eine mehr oder weniger starke Oxalsäureausscheidung von Seiten des Pilzes bedingt ist[1]), so lag der Verdacht nahe, dass die freie Säure allein vielleicht schon ohne die Mitwirkung von Diastase durch die tagelange Einwirkung auf die Stärke bei 25,5° C. dieselbe hydrolysirt haben könnte.

Ich machte daher in neuen Kulturen die freie Säure dadurch unwirksam, dass ich die die Kulturflüssigkeit enthaltenden Kölbchen noch mit je 0,5 g Calciumkarbonat beschickte, wodurch die Säure im Augenblick ihres Entstehens neutralisirt wurde. Aber auch bei dieser Vorsichtsmassregel wurde die Stärke in wenigen Tagen verzuckert. Es ist daher diese Verzuckerung der Stärke mit voller Bestimmtheit dem Einfluss der Diastase zuzuschreiben. Es konnte sogar nicht einmal eine Verlangsamung der Diastasewirkung nachgewiesen werden, deren Eintritt nicht zu verwundern gewesen wäre, da ja Diastase in saurer Lösung schneller zu wirken scheint, als in neutraler. Ausser Stärke, Calciumkarbonat und Salzen enthielten die zu diesen Versuchen benutzten Lösungen noch 3 % Milchzucker, resp. 3 % Maltose und 4 % Glycerin.

Bei der Ausführung der Stärkereaction in diesen Kulturflüssigkeiten mit Calciumkarbonatzusatz muss man mit besonderer Vorsicht zu Werke gehen. Denn da die Stärke in der Flüssigkeit in Form zäher, mikroskopisch kleiner Tröpfchen vorhanden ist[2]), kann dieselbe leicht durch das Calciumkarbonat mit zu Boden gerissen und so dem Nachweis entzogen werden. Einmal konnte ich wirklich in dem abfiltrirten Calciumkarbonatabsatz noch ganz geringe Stärkemengen nachweisen, während die darüberstehende und abgehobene Flüssigkeit stärkefrei war, doch war die Menge der mit niedergerissenen Stärke gegenüber der ursprünglich vorhanden gewesenen verschwindend klein.

Versuche mit *Aspergillus niger*.

Aspergillus niger ist besonders deshalb interessant, weil seine Diastasebildung in viel geringerem Grade als die von *Penicillium* durch Zucker etc. beeinflusst wird. Freilich ist zu berücksichtigen,

1) Wehmer, Botan. Zeitung 1891 und Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1891.
2) A. Meyer, Die Stärke, 1895, p. 223 ff.

dass der Pilz sehr energisch Diastase bildet und, übrigens ebenso wie *Penicillium*, auch Invertin und einige andere Fermente.

Die Kultur des *Aspergillus* geschah bei 31,5 ° C.

Auf Lösungen, die nur Stärke enthalten, zeigt dieser Pilz ein sehr langsames Wachsthum und in Folge dessen tritt auch die Diastasebildung ziemlich spärlich auf. Immerhin verschwindet doch die Stärke gewöhnlich schon, sobald eine deutliche Entwickelung des Pilzes zu bemerken ist. Obgleich dies zumeist erst am 4. oder 5. Tage der Fall ist, so ist also doch genau genommen die Diastasebildung eine verhältnissmässig schnelle und reichliche.

Kultivirte ich nun den Pilz auf einer Nährflüssigkeit mit 1,5 % Rohrzucker, so entwickelte er sich sehr üppig und schnell und producirte so rasch und reichlich Diastase, dass am 2. Tage nach erfolgter Keimung des Pilzes alle Stärke verzuckert war. Am 3. resp. 4. Tage hatte der Pilz bereits ganz compacte Decken gebildet.

Auch durch Erhöhen des Zuckerzusatzes gelingt es nicht, die Diastasebildung völlig zu sistiren, wenn auch eine Verlangsamung dieses Processes erreicht werden kann.

So wird die vollständige Verzuckerung der Stärke in Lösungen mit 15 % Rohrzucker bis zum 6. Tage und bei 30 % Rohrzucker bis zum 7. Tage hinausgeschoben, wobei im Uebrigen der Pilz sich überaus üppig entwickelt.

Da nun diese Versuche gelehrt hatten, dass, um die Diastasebildung zu hemmen oder zu hindern, jedenfalls schon ein sehr starker Reiz auf den Pilz wirken muss, so versuchte ich andererseits, ob für das Zustandekommen der Diastasebildung ebenfalls ein Reiz etwa von der Gegenwart der Stärke ausgehend nöthig ist, oder ob, wie Zopf[1]) angiebt, ein solcher hierzu nicht vorhanden zu sein braucht. Ich fand dabei die Behauptung von Zopf bestätigt, wie das Folgende zeigen wird.

Ich kultivirte zu dem Zwecke *Aspergillus* auf ganz stärkefreiem zuckerhaltigem Substrat, verrieb die nach einigen Tagen gebildeten Pilzdecken mit Sand, mischte die Kulturflüssigkeit wieder zu und filtrirte. Das Filtrat zu schwacher Stärkelösung gesetzt, zeigte deutlich erkennbare wenn auch nur schwache diastatische Wirkung. (Selbstredend war bei allen diesen Operationen etwas Aether zugesetzt, um Bakterien fernzuhalten.) Es ist aber wohl zu beachten,

---

1) Schenk, Handbuch der Botanik, 1890, Bd. IV, p. 448.

dass bei Gegenwart von Stärke eine ganz bedeutendere Diastasebildung stattfindet, so dass behauptet werden kann, Stärke übt thatsächlich einen die Diastasebildung begünstigenden und beschleunigenden Reiz auf den Pilz aus.

Nach den oben mitgetheilten Erfahrungen mit Rohrzucker war nun zu erwarten, dass durch Milchzucker oder andere Stoffe ebenfalls keine Hemmung der Fermentbildung bei *Aspergillus* zu erzielen sein würde, was durch die in dieser Richtung angestellten Versuche auch bestätigt wurde.

In allen den schon bei *Penicillium* angegebenen Lösungen, die Milchzucker, Maltose, Glycerin, Chinasäure und Weinsäure enthielten, waren die zugesetzten 0,25 % Stärke bereits am 3. resp. 4. Tage vollständig verzuckert.

Ich versuchte zuletzt, die Hemmung der Diastasebildung durch Kultiviren bei einer erhöhten Temperatur herbeizuführen, doch nur mit dem Erfolge, dass dieselbe in demselben Maasse verlangsamt wurde, wie dies auch mit dem Wachsthum des ganzen Pilzes geschah. Die diesbezüglichen Versuche waren kurz folgende:

Ich liess Sporen von *Aspergillus* in den bekannten Nährlösungen mit 2 % Traubenzucker, 15 % Rohrzucker, 2 % Weinsäure, 4 % Glycerin und 2 % Kaliumtartrat erst bei 31,5° 24 Stunden lang ankeimen, von den so angelegten Kulturen je zwei bei 31,5° weiterwachsen und ebenfalls je zwei in dem auf 45° eingestellten Thermostaten stehen. Die Schnelligkeit und Ergiebigkeit der Diastaseproduction in diesen Parallelversuchen wird wohl am besten durch folgende kleine Tabelle illustrirt.

Die Stärke war völlig verzuckert in den

Kulturen mit	bei 31,5°	bei 45°
2 % Traubenzucker	am 3. Tage	am 3. Tage
15 „ Rohrzucker	„ 6. „	„ 7. „
4 „ Glycerin	„ 4. „	„ 5. „
2 „ Kaliumtartrat	„ 6. „	„ 6. „
2 „ Weinsäure	„ 4. „	„ 7. „
0,5 „ Pepton, 0,5 % Fleischextract	„ 4. „	„ 5. „

Wie man sieht, ist überall bei 45° eine geringe Verzögerung im Verschwinden der Stärke zu verzeichnen, was nicht auffällt, wenn man bedenkt, dass bei dieser Temperatur das Wachsthum

ebenfalls verlangsamt ist, und in Folge dessen eine geringere Menge Pilzsubstanz an der Fermentsekretion betheiligt ist.

Nachdem nun durch diese Versuche nachgewiesen war, dass eine gänzliche Aufhebung der Diastaseentwickelung weder durch Darbietung der verschiedenartigsten anderen Kohlenstoffquellen neben Stärke, noch durch Erhöhung der Temperatur herbeigeführt werden kann, dagegen wohl durch Zusatz von Stärke zur Nährflüssigkeit eine beschleunigende Wirkung auf die Diastasebildung ausgeübt wird, war noch zu versuchen, ob vielleicht eine weitere Steigerung der Enzymausscheidung bei Gegenwart von Stärke durch irgend welche Mittel veranlasst werden kann.

Die Hanstein'sche Arbeit[1]) und viele andere Erfahrungen lehren, dass gewisse zum Leben nöthige Stoffe von der Pflanzenzelle in erhöhtem Maasse producirt werden, wenn auf irgend eine Weise für den Verbrauch oder die Fortschaffung der betreffenden Stoffe gesorgt wird. Es kam also darauf an, ein Mittel zu finden, das bei der Ausscheidung der Diastase letztere sofort beseitigt oder als unwirksam bindet, so dass jedoch noch möglichst die Quantität der gebildeten Diastase nachher bestimmt werden kann. Ausserdem darf natürlich das Mittel nicht giftig auf den Pilz wirken.

Die Diastase wird nun durch Gerbsäure niedergeschlagen und vollständig unwirksam gemacht, wovon ich mich überzeugte, indem ich eine frisch aus Gerstenmalz durch Ausziehen mit 20 proc. Spiritus bereitete Diastaselösung mit soviel Gerbsäure versetzte, bis kein Niederschlag mehr gebildet wurde. Während nun vorher die Diastaselösung in einem dünnen Stärkekleister in kurzer Zeit alle Stärke hydrolysirte, zeigte sich die von dem Tanninniederschlag abfiltrirte Flüssigkeit in denselben Mengenverhältnissen zu demselben Stärkekleister gesetzt als vollständig unwirksam.

Auf die Menge der Diastase kann aber nur durch die hydrolysirende Wirkung geschlossen werden und deshalb war für eine vergleichende quantitative Bestimmung eine Trennung der Diastase von dem Tannin nothwendig. Eine solche Trennung, die eine Vergleichung zulässt, ist nun in der That möglich, wie ein Vorversuch lehrte, den ich mit dem Gerbsäureniederschlag von Gerstenmalzdiastase anstellte. Ich übergoss diesen Niederschlag mit Alkohol von 96 %, liess 6 Stunden stehen, brachte ihn dann auf ein Filter

1) Flora 1893. — Vergl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1897, II. Aufl., Bd. I, p. 517.

und wusch so lange mit Alkohol nach, bis das Ablaufende nach dem Verdünnen mit Wasser durch Ferrosulfatlösung nicht mehr gebläut wurde. Der ausgewaschene Niederschlag wurde in Wasser vertheilt, einige Tropfen Aether zugesetzt, um Bakterienbildung zu verhindern und nach 12stündigem Stehen die Flüssigkeit filtrirt. Das schwach gelblich gefärbte Filtrat enthielt keine Spur Tannin, wohl aber freie Diastase in Lösung, denn mit Stärkekleister zusammengebracht zeigte sie sehr starke diastatische Wirkung. Der Filtrationsrückstand gab dann an Alkohol von Neuem Tannin ab und nach dem Auswaschen mit Alkohol wurde aus dem Rückstand in der oben beschriebenen Weise wiederum eine diastatische Flüssigkeit erhalten. Es braucht nur angedeutet zu werden, dass man diese beiden Operationen nur oft genug wiederholen muss, um zuletzt eine vollständige Trennung der Diastase vom Tannin zu erreichen.

Was nun die Ungiftigkeit der Gerbsäure für *Aspergillus* anlangt, so untersuchte ich eine Lösung von 0,5 % Tannin mit 0,05 % Zucker, auf der der Pilz vorzüglich gedieh, ein Beweis dafür, dass ihm Tannin sehr wohl zur Nahrung dienen kann und keinerlei Schädigung hervorruft.

Es war nun nur noch zu befürchten, dass sich eine Lösung von Tannin neben Stärke nicht würde herstellen lassen, da diese beiden Körper miteinander Niederschläge geben. Doch umging ich diese Schwierigkeit dadurch, dass ich beide Stoffe getrennt löste und filtrirte und die nach der Mischung entstehende etwas trübe Flüssigkeit ohne weitere Filtration anwandte. Dieselbe enthielt beide Stoffe, wenn auch den einen vielleicht nur suspendirt und gab sowohl mit Jodjodkalium als auch mit Ferrosulfat Blaufärbung.

Die zu dem Versuche verwandte Lösung enthielt neben den üblichen Nährsalzen 0,5 % Stärke und 0,5 % Tannin und ich bewirkte durch einen Zusatz von 10 % Zucker, dass der Pilz das Tannin wenigstens theilweise unangegriffen liess. Ich impfte in einem grösseren Erlenmeyer'schen Kolben 100 ccm obiger Lösung mit *Aspergillus*-Sporen und setzte ausserdem Parallelkulturen an, die dieselbe Nährflüssigkeit nur mit Fortlassung des Tannins erhielten. Gleichmässig am 5. Tage wurden die Kulturen unterbrochen, die gebildeten Pilzdecken mit scharfkantigem Sand zerrieben, um auch die noch in den Zellen befindliche Diastase frei zu machen, und der Brei mit der betreffenden Kulturflüssigkeit wieder vereinigt.

Um nun die Versuche möglichst gleichmässig zu gestalten, versetzte ich die tanninfreien Kulturen mit 1 g Tannin in 5 ccm Wasser gelöst und die anderen bereits 0,5 % Tannin enthaltenden mit $^1/_2$ g Tannin in 5 ccm Wasser. Darauf liess ich $^1/_2$ Stunde stehen, filtrirte nach dieser Zeit durch ein dichtes Filter und wusch Filter und Rückstand gut mit Wasser aus. Der zurückbleibende Brei wurde in Alkohol von 96 % vertheilt, 6 Stunden sich selbst überlassen, filtrirt und mit Alkohol bis zum Verschwinden der Gerbsäurereaction ausgewaschen.

Der Rückstand von jeder Kultur wurde mit 50 ccm destillirtem Wasser, dem einige Tropfen Aether zugesetzt waren, verrührt, 12 Stunden hingestellt und filtrirt. Von dem Filtrat wurden 40 ccm mit 100 ccm einer 2proc. Lösung von Lintner'scher löslicher Stärke versetzt und 24 Stunden einwirken gelassen. Darauf wurde die Diastase in den Stärkelösungen durch Zusatz von 5 ccm 15proc. Natronlauge und einmaliges Aufkochen unwirksam gemacht, die Flüssigkeit auf 150 ccm aufgefüllt und in 40 ccm derselben der durch die Diastase gebildete Zucker nach der Allihn'schen Methode gewichtsanalytisch bestimmt.

Bei dem ersten derartig angestellten Versuch erhielt ich aus der mit Tannin gewachsenen Kultur 0,100 Kupfer und aus der ohne Tannin gewachsenen nur 0,069 Kupfer. Bei einem zweiten Versuche resultirten 0,0532 Kupfer aus der Kultur mit Tannin und 0,0377 Kupfer aus derjenigen ohne Tannin.

In beiden Fällen war also in der aus den tanninhaltigen Kulturen gewonnenen Flüssigkeit mehr Diastase enthalten, als wie in denjenigen, welche aus den auf tanninfreier Lösung gewachsenen Kulturen erhalten wurden, und zwar beträgt die Steigerung der Diastasebildung durch den Tanninzusatz das erste Mal 145 % und das zweite Mal 141 %, sie war also in beiden Fällen ungefähr gleich gross.

Durch diese Versuche ist deutlich bewiesen, dass die Diastasebildung bei *Aspergillus niger* durch eine stetige Fortnahme der Diastase bedeutend gesteigert werden kann. Bis zu welchem Grade diese Steigerung getrieben werden kann, müssten weitere Versuche lehren, zu denen mir leider die Zeit fehlte, doch steht zu vermuthen, dass sie sich bei einer längeren Kulturdauer noch vergrössern wird.

Versuche mit *Bacillus Megatherium*.

Von Bakterien wurde nur *Bacillus Megatherium* untersucht, der sich für unsere Zwecke geeignet erwies. Es mag nun gleich hier

erwähnt werden, dass *Bacillus Megatherium* sich sehr ähnlich wie *Penicillium* verhält. Die Diastasebildung wurde durch genügenden Zusatz von Rohr- und Traubenzucker unterdrückt, doch zeigten sich immerhin einige kleine Verschiedenheiten.

Die Kulturen wuchsen bei 25,5° und waren zum Unterschied von den Schimmelpilzkulturen ganz schwach mit Ammoniak alkalisch gemacht.

Auf resp. in einer Lösung mit 0,25 % Stärke und den nöthigen anorganischen Nährsalzen war ein verhältnissmässig gutes Wachsthum zu verzeichnen und die Bakterien zeigten unter dem Mikroskop im hängenden Tropfen eine gute Beweglichkeit. Die Stärke verschwand bereits am 2. Tage, woraus geschlossen werden muss, dass entgegen der Angabe von Fermi[1]) auch auf eiweissfreiem Nährboden von diesem Pilz bei Gegenwart von Stärke ein diastatisches Enzym gebildet wird.

Auf Lösungen dagegen, die 2 % Rohrzucker neben der Stärke enthielten, war keinerlei Einwirkung des Bacillus auf die Stärke zu bemerken, also die Diastasebildung vollständig unterdrückt. Ebenso wirkte ein Zusatz von 2 % Traubenzucker und im Gegensatz zu *Penicillium* aueh ein solcher von 3 % Maltose.

Dagegen wurde in Lösungen, die 3 % Milchzucker resp. 4 % Glycerin enthielten, in kurzer Zeit eine so grosse Menge Diastase gebildet, dass die zugesetzte Stärke (0,25 %) bereits am 2. resp. 3. Tage vollständig verzuckert war.

Versuche, die ich mit *Bacillus Megatherium* auf schwach alkalischen Tartrat- resp. Chinasäurelösungen anstellte, gaben insofern ein negatives Resultat, als der Pilz mit diesen Stoffen als Kohlenstoffquelle nicht wachsen wollte.

In noch erhöhtem Maasse wie bei *Penicillium glaucum* wirkt ein Zusatz von 0,5 % Pepton begünstigend auf das Wachsthum des *Bacillus Megatherium* ein, nicht aber auf die Production der Diastase, die hierdurch ziemlich unberührt bleibt. Höchstens ist eine geringe Verschiebung der Grenzwerthe zu beobachten.

In Lösungen mit 2 % Rohrzucker, 2 % Traubenzucker und 3 % Maltose fand auch bei Zusatz von 0,5 % Pepton eine Unterdrückung der Diastasebildung statt und in 4 % Glycerin oder 3 % Milchzucker haltenden Lösungen neben 0,5 % Pepton verschwand die Stärke bereits am 2. Tage (ohne Pepton am 3. Tage).

---

1) Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde 1891, Bd. X, p. 401—408.

Ebenso wie Pepton verhält sich auch ein Zusatz von 0,5 % Asparagin, d. h. der Spaltpilz gedeiht besser auf asparaginhaltigen Flüssigkeiten, als auf solchen, die nur Ammoniumnitrat als Stickstoffquelle enthalten. Im Uebrigen aber ist Asparagin ohne besonderen Einfluss auf die Diastaseproduction, die auch bei Asparaginzusatz durch 2 % Rohrzucker, 2 % Traubenzucker und 3 % Maltose unterdrückt und durch 3 % Milchzucker oder 4 % Glycerin nicht gestört wird.

Da nun nach Angabe von Grüss[1]) die Wirkung der Diastase durch Asparagin bedeutend gesteigert wird, so müsste doch, wenn auch nur Spuren von Diastase vorhanden wären, in asparaginhaltiger Lösung eine Reaction auf die Stärke stattfinden oder deutlicher hervortreten. Durch das Fehlen jeder Diastasewirkung in diesen Versuchen wird daher auch eine vollständige Unterdrückung der Diastasebildung durch die genannten Stoffe bewiesen.

Die Versuche mit Pepton erinnern in ihren Resultaten an die Angaben von Fermi[2]), nach denen peptonisirende Fermente von den Bakterien nur bei Gegenwart von Eiweissstoffen ausgeschieden werden sollen. Wenn nun auch aus meinen Versuchen keine so weitgehende Abhängigkeit der Enzymbildung von der Gegenwart der Eiweissstoffe gefolgert werden kann, so ist doch ein begünstigender Einfluss der letzteren hierdurch bestimmt nachgewiesen. In einem Punkte fand ich freilich Fermi's Behauptungen nicht bestätigt, nämlich, dass *Bacillus Megatherium* auf glycerinhaltigem Substrat kein Ferment entwickelt. Ich konnte vielmehr, wie schon oben angegeben, eine deutliche und starke Diastasebildung in 4proc. glycerinhaltiger Lösung ohne Pepton beobachten.

Zusammenfassung.

Als wesentliche Resultate aller dieser Versuche ergeben sich:

Die untersuchten Pilze sind befähigt, Diastase zu bilden und thun dies auch, sofern keine hemmenden Ursachen vorhanden sind. Ebenso ist die Anwesenheit von Stärke nicht unbedingt zur Diastasebildung erforderlich.

Eine Hemmung der Diastasebildung wird bei *Penicillium glaucum* veranlasst durch Traubenzucker und Rohrzucker, der aber invertirt

---

1) Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1895, p. 12 — 13.

2) Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasi- Bd. X, p. 401—408.

wird. Von diesen Zuckerarten genügen schon verhältnissmässig kleine Mengen, um eine Sistirung der Fermentbildung hervorzurufen. Milchzucker wirkt erst bei einer höheren Concentration (10 %), während niedere Concentrationsgrade (3 %) ohne Einfluss sind.

Die Diastaseproduction bei *Aspergillus* wird selbst durch 30 % Rohrzucker noch nicht vollständig aufgehoben, wenn auch eine gewisse Verzögerung beobachtet wurde.

In geringerem Grade als die oben genannten Zuckerarten wirkt Maltose auf die Fermentbildung bei *Penicillium* ein und noch weniger wirken Erythrodextrin, Glycerin, Weinsäure und Chinasäure.

Soweit *Bacillus Megatherium* geprüft wurde, verhält es sich ähnlich wie *Penicillium glaucum*, nur dass hier Maltose stärker wirkt als Milchzucker.

Peptonzusatz wirkt dadurch, dass es das Wachsthum begünstigt, auch beschleunigend auf die Diastasebildung ein. Bei *Penicillium* wird demgemäss nach Peptonzusatz erst bei etwas höherer Concentration der Zuckerlösung die Diastasebildung eingestellt.

Schon nach dem Verhalten von *Aspergillus* im Vergleich zu *Penicillium* ist es klar, dass die Wirkung des Zuckers nicht etwa eine directe Wirkung der Menge desselben, also eine rein chemische Einwirkung ist. Vielmehr handelt es sich um eine Reizwirkung, durch welche der Pilz veranlasst wird, Diastase in geringerem Grade oder gar nicht mehr zu produciren.

Diese regulatorische Befähigung ist bei *Penicillium* im höheren Grade ausgebildet, als bei *Aspergillus*.

Die hemmende Wirkung der betreffenden Stoffe erstreckt sich auf die Production der Diastase, also nicht auf die Sekretion derselben.

Aus allen Versuchen folgt, dass ein jeder Organismus nur bis zu einem bestimmten Grenzwerth Diastase bildet, der von der regulatorischen Thätigkeit des Protoplasmas abhängig ist.

Sind die Bedingungen für die Bildung der Diastase vorhanden, so wird die Production der Diastase gesteigert, wenn diese dauernd abgeführt wird. Dieses geht aus den Versuchen hervor, bei denen die Diastase in der Kulturflüssigkeit dauernd durch Tannin unwirksam gemacht und festgelegt wurde.

Leipzig. Botanisches Institut.

(Separat-Abdruck aus den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Band XXXI, Heft 4.)

Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi.

Von

C. van Wisselingh.

Mit Tafel XVII u. XVIII.

Es sind kaum fünf Jahre, da war man, was die chemische Beschaffenheit der Zellwände der *Fungi* anbetrifft, noch sehr im Ungewissen. Zwar wurde den Untersuchungen von C. Richter[1]) ein hoher Werth zuerkannt, nach dessen Aussage die sogenannte Pilzcellulose nichts anderes als gewöhnliche Cellulose mit fremden Beimengungen war, aber indem die Frage nach der chemischen Beschaffenheit dieser Beimengungen noch vollständig als ungelöst zu betrachten war, konnte Richter's Aussage über die allgemeine Anwesenheit von Cellulose bei den *Fungi* doch nicht über allen Zweifel erhaben erachtet werden. Schon vor vielen Jahren war solches meine Meinung. 1888 habe ich schon darauf hingewiesen[2]), dass es wünschenswerth wäre, über die chemische Beschaffenheit der Zellwände der *Fungi* eine nähere Untersuchung vorzunehmen, nachdem ich für die Korklamelle erwiesen hatte, dass sich aus einer violetten Verfärbung mit Chlorzinkjodlösung, nach vorhergegangener Behandlung mit stark eingreifenden Reagentien, durchaus nicht schliessen liesse, dass Cellulose anwesend sei. 1892 schrieb ich[3]): „Abermals kam es mir wünschenswerth vor, die sogenannte Pilzcellulose, deren Dasein als spezieller Zellstoff von Richter bestritten wurde, einer näheren Beobachtung zu unterwerfen, besonders

1) Beitr. zur genaueren Kenntniss d. chem. Beschaffenheit d. Zellmembranen bei den Pilzen. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., LXXXIII. Bd., V. Heft, p. 494.

2) Sur la paroi des cell. subér. Extrait d. Arch. Néerl., T. XXII, p. 44.

3) Over de Kurklamel en de Suberine. Verh. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch., D. I, No. 1, p. 46.

was den Cellulosegehalt betrifft. Richter hat bei der Zellwand von vielen niederen Pflanzen nach Maceration in Kalilauge mit Chlorzinkjodlösung ähnliche Verfärbungen bekommen wie von Höhnel bei dem Korkgewebe. Es ist also nicht unmöglich, dass auch einige dieser Verfärbungen von einem anderen Stoffe als Cellulose herbeigeführt werden. Eine Untersuchung des Sclerotiums von *Claviceps purpurea* habe ich schon vorgenommen, was zu Resultaten führte, welche den aus Richter's Untersuchungen erzielten zu widersprechen scheinen. Später hoffe ich diese Untersuchung weiter zu führen und dieselbe weiter auszudehnen.“ Wie sich aus dieser Abhandlung nachweisen lässt, ist diese Hoffnung schliesslich in Erfüllung gegangen.

Historische Uebersicht.

Schon wiederholentlich war der Zellstoff bei den *Fungi* sowohl Chemikern wie Botanikern ein Gegenstand makrochemischer wie mikrochemischer Untersuchungen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind oft sehr von einander verschieden. Nach einigen Forschern kommt bei den *Fungi* ein besonderer Zellstoff vor, von Braconnet Fungin, von Frêmy Metacellulose, von De Bary[1]) Pilzcellulose genannt. Dagegen soll nach C. Richter[2]) die sogenannte Pilzcellulose nichts anderes als gewöhnliche Cellulose mit fremden Beimengungen sein. Auch Dreyfuss[3]) nimmt an, dass bei den *Fungi* Cellulose in der Zellwand vorkommt. L. Mangin[4]) ist der Ansicht, dass die Callose der eigentliche fundamentale Zellstoff ist, und E. Gilson[5]) fand in den Zellwänden der *Fungi* Chitin, ein Stoff, der früher nur allein im Thierreich gefunden wurde.

Was die Anwesenheit von Cellulose bei den *Fungi* anbetrifft, so möchte ich darauf hinweisen, dass De Bary in seiner „Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten“[6])

1) Morphol. und Physiol. der Pilze, Flechten und Myxomyceten, p. 7. (Handbuch d. physiol. Botanik).

2) l. c.

3) Ueber das Vorkommen von Cellulose in Bacillen, Schimmel- und anderen Pilzen. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XVIII, 1894, p. 358.

4) Observations sur la constitution de la membr. chez les Champignons. Compt. rend. hebd. d. séanc. de l'acad. d. scienc., T. CXVII, 1893, p. 816.

5) Recherches chimiq. sur la membr. cellul. des Champignons. Extrait. de la revue „La Cellule“, t. XI.

6) p. 7 und 8.

schon mehrere *Fungi* nennt, bei deren Wänden mit Chlorzinkjod und Jod und Schwefelsäure eine Blau- oder Violettfärbung wahrgenommen wurde. Hierzu bringt er in erster Reihe sämmtliche *Saprolegnieen*, *Peronospora*- und *Cystopus*-Arten. Auch berichtet er bei einigen Myxomyceten[1]) von der Anwesenheit von Cellulose bei den Sporen und Sporangienwänden.

Um die Anwesenheit von Cellulose in den Zellwänden der *Fungi* nachzuweisen, hat besonders C. Richter sich bedeutend viel Mühe gegeben. Nach einer Maceration in 7—8proc. Kalilauge bei der gewöhnlichen Temperatur, welche in vielen Fällen unter wiederholter Erneuerung des Macerationsmittels mehrere Wochen fortgesetzt wurde und der bisweilen eine Einwirkung bei Kochtemperatur folgte, gelang es Richter bei den Zellwänden von mehreren *Fungi* mit Chlorzinkjodlösung oder mit Jod und Schwefelsäure eine blaue, violette oder rosenrothe Verfärbung zu bekommen, aus welchem Grunde er auf Anwesenheit von Cellulose schloss.

L. Mangin glaubt in zahlreichen Fällen Cellulose gefunden zu haben, z. B. bei den Peronosporeen, Saprolegnieen, Mucorineen, Uredineen und Ustilagineen. In einigen Fällen fand er Pektinstoffe, indem Callose ziemlich allgemein vorkam, bisweilen begleitet von Cellulose. Nach dessen Aussage ist die Callose der eigentliche fundamentale Zellstoff der *Fungi*, indem Cellulose in einer beschränkten Anzahl Fälle gefunden wird. Mangin benutzte bei seinen Untersuchungen Farbstoffe, um damit Callose und Pektinstoffe nachzuweisen.

Dreyfuss befolgte bei der Untersuchung nach Cellulose wieder eine andere Methode. Die zu untersuchenden Objecte wurden nach einer Behandlung mit Wasser, Alkohol und Aether, 2proc. Salzsäure und 2proc. Natronlauge, nach der Vorschrift von Hoppe-Seyler mit concentrirter Kalilauge erwärmt bis auf 180° C., nach welcher Vorschrift nur die Cellulose unzersetzt zurückbleibt. Der Ueberrest wurde auf mehrere Weisen auf die Anwesenheit von Cellulose untersucht; mittelst Hydrolyse bekam man Traubenzucker; auch wurde das Verhältniss zu Jod und Schwefelsäure und der Löslichkeit in Kupferoxydammoniak einer Beobachtung unterworfen, welche zu Ergebnissen führte, die zu Gunsten der Anwesenheit von Cellulose zu zeugen schienen. Ebenso wenig wie Richter hat Dreyfuss gezaudert anzunehmen, dass dieser Zellstoff allgemein

1) l. c., p. 255.

bei den *Fungi* vorkommt. Er glaubt, dass er seine Anwesenheit bei sämmtlichen von ihm untersuchten Objecten erwiesen hat, bei höheren und niederen *Fungi*, sogar bei Bakterien.

Um die Frage, ob Cellulose in den Wänden der *Fungi* vorkommt oder nicht, entscheidend beantworten zu können, hat E. Gilson sehr richtig eingesehen, dass man aus diesen Wänden entweder Cellulose in reinem Zustande und in hinreichender Quantität, um dieselbe zu untersuchen, oder einen sonstigen die Cellulose ersetzenden Körper absondern soll.

Damit man womöglich reine Cellulose bekomme, hat Gilson das Sclerotium von *Claviceps purpurea* und *Agaricus campestris* behandelt nach der E. Schulze'schen Methode. Die zu einem feinen Pulver zerriebenen Pflanzentheile sind nach folgender Weise zu behandeln: erstens soll man dieselben mittelst Aether vom Fett befreien, darauf mit einer $^{1}/_{2}$ proc. Natronlauge behandeln, dann abwaschen mit destillirtem Wasser, weiter während 6 Stunden mit einer $2^{1}/_{2}$ proc. Lösung von Schwefelsäure kochen und dann wieder mit destillirtem Wasser abwaschen. Der unlösliche Ueberrest wurde dann 14 Tage lang in Berührung gelassen mit einer Mischung von 12 Theilen Salpetersäure von 1,15 s. G. und 1 Theil Kaliumchlorat, darauf mit destillirtem Wasser abgewaschen und während 1 Stunde bei einer Temperatur von 60° C. mit einer sehr verdünnten Lösung von Ammoniak digerirt, mit destillirtem Wasser und mit Alkohol abgewaschen und getrocknet.

Der dann zurückbleibende Stoff erwies sich als aus leeren Zellen bestehend und war sehr verschieden von Cellulose, unlöslich in Kupferoxydammoniak und gab mit den üblichen Reagentien auf Cellulose nicht die bekannte blaue Verfärbung. Weiter hat Gilson versucht, Cellulose aus dem erzielten Product abzusondern, nach der Methode von Hoppe-Seyler und Lange. 1 Theil des erhaltenen Stoffes wurde mit 4 Theilen Aetzkali und 4 Theilen Wasser bis auf 180—190° C. erwärmt und diese Erwärmung wurde so lange fortgesetzt, bis keine Blasen mehr in der Masse entstanden und dieselbe trocken schien. Nach genügender Abkühlung wurde eine grosse Quantität Wasser hinzugefügt, nach einiger Zeit filtrirt und der Ueberrest sorgfältig mit destillirtem Wasser ausgewaschen.

Obgleich der auf diese Weise gewonnene Ueberrest mit Jod und Schwefelsäure eine röthlich-violette Verfärbung gab, erwies er sich grundverschieden von Cellulose. Derselbe war auch unlöslich in Kupferoxydammoniak. Gilson kam zu der Ueberzeugung, dass

er mit einem stickstoffhaltigen Körper zu thun hatte, dem er den Namen Mycosin gab. Von diesem Körper erwähnt er, dass derselbe amorph ist, unlöslich in Wasser, Alkohol, neutralen Lösungsmitteln, Alkalien und Säuren von durchschnittlicher Concentration, löslich bei der gewöhnlichen Temperatur in sehr verdünnter Salzsäure und Essigsäure, unlöslich in concentrirter Salzsäure und Essigsäure und in verdünnter Schwefelsäure nur bei Erwärmung löslich. Mittelst einer eine Spur Säure enthaltenden Jodjodkaliumlösung wird das Mycosin röthlich-violett gefärbt. Mit Jod und concentrirter Schwefelsäure und mit Chlorzinkjodlösung bekommt man keine Verfärbung, wohl aber wenn man diese Reagentien hinreichend mit Wasser verdünnt. Das Verhältniss den Jodreagentien gegenüber ist eben darum von der grössten Bedeutung, weil dadurch einigermassen erklärt wird, wie einige Untersucher vielleicht dazu gekommen sind, die Anwesenheit von Cellulose für die Wände der *Fungi* anzunehmen, zumal wenn sie bei ihren Untersuchungen Kalilauge benutzt hatten. Ausser dem Mycosin als solches, wofür als wahrscheinlichste Formel $C_{14}H_{28}N_2O_{10}$ gefunden wurde, hat Gilson auch noch das Hydrochlorat und das Sulfat bereitet, ersteres löslich in kaltem Wasser, letzteres nur bei Erwärmung in Wasser.

Bei späteren Untersuchungen kam Gilson[1]) zu dem bedeutenden Resultat, dass das Mycosin ein Umwandlungsproduct des Chitins sei, eines Stoffes, der zwar im Thierreich, aber bis jetzt nicht im Pflanzenreich gefunden wurde. Die Identität des thierischen und pflanzlichen Chitins erwies er durch mehrere Experimente; beide lieferten bei Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 180° C. Mycosin und nach Behandlung mit erwärmter concentrirter Salzsäure das Hydrochlorat von Glucosamin. Für unterstehende elf *Fungi* hat Gilson die Anwesenheit des Chitins in der Zellwand festgestellt: *Agaricus campestris*, *Amanita muscaria*, *Cantharellus cibarius*, *Polyporus officinalis*, *Polyporus fumosus*, *Hypholoma fasciculare*, *Russula*, *Boletus*, *Tricholoma*, *Bovista* und *Claviceps purpurea*. Cellulose hat Gilson in keinem einzigen Falle gefunden.

Betreffs der von Gilson erzielten Resultate möchte ich noch darauf hinweisen, dass dieselben übereinstimmen mit jenen von

1) Das Chitin und die Membranen der Pilzzellen. Ber. d. Deutsch. Chem. Gesellsch., Jahrg. XXVIII, Heft 7. Sonderabdruck, p. 821. — De la présence de la chitine dans la membr. cell. des Champignons. Extrait des Compt. rend. d. séanc. de l'Acad. d. scienc., mai 1895.

anderen Chemikern. So gelang es z. B. E. Winterstein[1]) bei *Boletus edulis*, *Agaricus campestris* und *Morchella esculenta* durch Erwärmung mit Salzäure salzsaures Glucosamin zu bekommen. Hoppe-Seyler[2]) gelang es, indem er thierisches Chitin bis zu 180° C. mit Aetzkali erwärmte, nebst Essigsäure ein stickstoffhaltiges Zersetzungsproduct zu bekommen, das er Chitosan nannte und das ähnliche Eigenschaften hatte, wie das von Gilson gefundene Mycosin.

Aus Obigem geht hervor, dass Gilson's Untersuchungen zu ebenso wichtigen als ganz neuen Ergebnissen für die nähere Kenntniss der Zellwände der *Fungi* geführt haben. Hierzu bemerke ich, dass diese Ergebnisse nur auf makrochemischem Wege erzielt wurden; die auf mikrochemischem Wege erzielten Ergebnisse stimmen damit durchaus nicht überein. Dass die auf beiden Wegen erzielten Ergebnisse vollkommen miteinander in Uebereinstimmung sein müssen, wird wohl keiner leugnen, aber ebenso gut wird man eingestehen müssen, dass die Verschiedenheit der erzielten Resultate oft wenig beachtet wurde.

Einer neuen mikrochemischen Untersuchung nach der chemischen Beschaffenheit der Zellwände der *Fungi*, wobei die neuesten auf makrochemischem Wege erzielten Resultate genau beachtet wurden, sind folgende Seiten gewidmet.

Eigene Untersuchungen.

I. Untersuchungsmethoden.

A. Ueber die Auffindung von Cellulose.

Obgleich uns für die Auffindung von Cellulose schon während längerer Zeit scharfe Reactionen zu Diensten stehen, gab es in einigen Fällen doch grosse Schwierigkeiten, um mit Gewissheit zu bestimmen, ob in der Zellwand Cellulose anwesend sei oder nicht. Bisweilen wird die Cellulosereaction durch die Anwesenheit von anderen Stoffen maskirt, wodurch die Auffindung der Cellulose grössere Schwierigkeiten darbot; in anderen Fällen geben einige Stoffe, bisweilen nach Behandlung mit stark eingreifenden Reagentien,

---

1) Ueber ein stickstoffhaltiges Spaltungsproduct der Pilzcellulose. Ber. d. Deutsch. Chem. Gesellsch., 27. Jahrg., Bd. III, p. 3113 u. 3509.

2) Ueber Chitin und Cellulose. l. c., p. 3329.

mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure Färbungen, die weniger oder mehr mit der bekannten Färbung der Cellulose übereinstimmen, was zu dem unrichtigen Schlusse führen könnte, dass Cellulose anwesend sei. Ein sehr merkwürdiges Beispiel liefert in diesem Falle die Korklamelle, wofür ich 1888 nachwies, dass dieselbe keine Cellulose enthält. Auch die *Fungi* boten grosse Schwierigkeiten dar, was die Frage nach der Auffindung von Cellulose in der Zellwand anbetrifft. Um diese Frage entscheidend beantworten zu können, habe ich eine Methode zu finden versucht, um die Cellulose in reinem Zustande aus der Zellwand abzusondern, ohne davon etwas z. B. durch chemische Zersetzung verloren gehen zu lassen und ohne deren natürliche Form abzuändern; ich versuchte also ein Skelett zu bekommen, das aus der gesammten in der Zellwand anwesenden Cellulose bestand. War dieser Zweck erreicht, so dürfte es nicht beschwerlich sein, die Anwesenheit dieses Zellstoffes zu bestimmen. Indem ich soviel als nur immer möglich alle anderen Zellwandbestandtheile entfernte, versuchte ich diesen Zweck zu erreichen. Bei den ersten Experimenten, die ich auf diesem Wege unternahm, beschränkte ich mich auf Zellwände, wovon bekannt war, dass sie cellulosehaltig seien; die Pflanzen, die ich zu dieser provisorischen Untersuchung benutzte, waren hauptsächlich Phanerogamen.

Zur Gewinnung reiner Cellulose auf makrochemischem Wege sind schon mehrere Methoden empfohlen. Gilson[1]) versuchte es bei den *Fungi* nach der Methode von E. Schulze und nach jener von Hoppe-Seyler und Lange. Die von Schulze erfordert viel Zeit, was sehr beschwerlich war für ihre Anwendung bei der mikrochemischen Untersuchung von einer ziemlich grossen Anzahl Präparate; darum sah ich von deren Anwendung ab. Dagegen habe ich die Methode von Hoppe-Seyler und Lange versucht, aber mit einer solchen Abänderung, als mir für eine mikrochemische Untersuchung nöthig vorkam. Die Methode beruht darauf, dass Cellulose unter 184° C. nicht durch Aetzkali zersetzt wird, andere Bestandtheile dagegen wohl. Nach Hoppe-Seyler und Lange werden die Pflanzentheile mit gleichen Quantitäten Aetzkali und Wasser bis auf 180° C. erwärmt und diese Erwärmung wird so lange fortgesetzt, bis sich in der Masse keine Blasen mehr zeigen, und dieselbe trocken scheint; nach genügender Abkühlung wird

1) l. c., p. 9 u. 10.

eine grosse Quantität Wasser hinzugefügt, filtrirt und abgewaschen. Dass diese Methode nicht empfehlenswerth ist, um schöne mikroskopische Präparate zu bekommen, bedarf wohl keines weiteren Beweises. Um Aufschäumen und sonstigen heftigen Bewegungen in der Masse zuvorzukommen, brachte ich meine Präparate mit concentrirter Kalilauge in Glasröhren, welche zugeschmolzen und dann mittelst eines Oelbades bis auf die gewünschte Temperatur, bis auf 180° C., erwärmt wurden. Dann wurde durch wiederholtes Auswaschen die Kalilauge entfernt und untersucht, ob reine Cellulose zurückgeblieben sei. Die auf diese Weise abgeänderte Methode lieferte keine befriedigenden Resultate. Es gelang mir nicht, reine Celluloseskelette zu bekommen. Parenchymzellen aus der Wurzel von *Beta vulgaris* waren, nachdem sie auf obbesagte Weise mit Kalilauge behandelt, wohl weniger oder mehr zusammengezogen, aber erwiesen sich als noch nicht vollständig löslich in Kupferoxydammoniak; durch eine Jodjodkaliumlösung wurden dieselben ein wenig blau gefärbt; durch mehrere Farbstoffe, wodurch Cellulose, z. B. die von Gilson entdeckten Sphärokrystalle, nicht gefärbt wird, werden deren Wände gefärbt, z. B. roth durch Rutheniumroth und dunkelblau durch eine mit Essigsäure schwach angesäuerte Lösung von „Brillantblau extra grünlich“, welchen Farbstoff ich künftighin der Kürze wegen Brillantblau nennen werde. Ebenso wurden gereinigte Watten, nachdem sie auf gleiche Weise mit Kalilauge behandelt waren, durch Rutheniumroth und durch mehrere der Cellulose gegenüber indifferente Anilinfarbstoffe gefärbt, dunkelblau durch obbesagte Lösung von Brillantblau. Hierzu bemerke ich, dass durch diese Lösung gereinigte Watten und bei *Beta* die Parenchymzellen, bevor sie mit Kalilauge behandelt sind, fast nicht gefärbt werden, indem Rutheniumroth die erstgenannten nur schwach färbt. Obiges beweist, dass man auf oben angegebene Weise keine reinen Celluloseskelette bekommen kann.

Weil die abgeänderte Methode von Hoppe-Seyler und Lange keine befriedigenden Resultate erzielt hatte, habe ich neue Methoden erfunden, um reine Celluloseskelette von Pflanzengeweben zu bekommen.

Es ist allgemein bekannt, dass reines Wasser bei Kochtemperatur schon einen zersetzenden und lösenden Einfluss auf die Zellwand ausübt. Daher habe ich untersucht, welche lösende Wirkung Wasser bei höherer Temperatur hätte. Es wurden aus der Wurzel von *Beta vulgaris* Schnitte in destillirtes Wasser ge-

bracht und 6 Stunden lang in zugeschmolzenen Glasröhren einer Temperatur von ungefähr 125° C. ausgesetzt. Dieser Process bewirkte sehr bedeutende Aenderungen in der Zellwand. Insoweit ich untersuchen konnte, bleibt eine reine Cellulosewand zurück und werden die Pektinstoffe, die nach L. Mangin[1]) eine so grosse Rolle spielen bei der Bildung der Zellwände, zersetzt und entfernt. Nach Erwärmung hingen die Zellen lose zusammen, aber waren nicht zusammengezogen, wie nach Erwärmung in Kalilauge. Die Zellwand zeigte eine Schichtung. Sie wurde nicht gefärbt durch Jodjodkaliumlösung, aber dagegen sehr leicht rein blau durch Chlorzinkjod und Jod und Schwefelsäure, und roth durch Congoroth. Vor der Erwärmung behielt die Zellwand, in Kupferoxydammoniak gebracht, ihre Form; nach der Erwärmung löste sie sich sofort. Vor der Erwärmung wurde die Zellwand dunkelroth gefärbt durch eine Lösung von Rutheniumroth, nach L. Mangin[2]) das beste Reagens auf Pektinstoffe. Nach der Erwärmung wurde sie hiermit gar nicht mehr gefärbt. Vor der Erwärmung wurden die Mittellamelle und die verdickten Ecken blau gefärbt durch eine Lösung von Brillantblau mit Essigsäure schwach angesäuert; nach der Erwärmung konnte hiermit keine Blaufärbung mehr constatirt werden.

Wie sich aus Vorstehendem nachweisen lässt, schien also eine sehr reine Cellulosewand zurückgeblieben zu sein; um darüber noch mehr Gewissheit zu bekommen, habe ich folgendes Controlexperiment vorgenommen. Schnitte aus der Wurzel von *Beta vulgaris* wurden 24 Stunden lang macerirt in Kupferoxydammoniak, hierauf einige Zeit in Ammoniak und dann sorgfältig mit Wasser ausgewaschen. Wie Gilson[3]) erwiesen hat, ist die Cellulose alsdann aus den Zellwänden der Parenchymzellen entfernt und theilweise in der Form von Sphärokrystallen wiederzufinden in den unbeschädigten Zellen. Nach Erwärmung während 6 Stunden bei 125° C. in destillirtem Wasser auf obenerwähnte Weise waren die Wände der Parenchymzelle gelöst; dasjenige, was aus den Präparaten zurückgeblieben war, bestand aus Sphärokrystallen von Cellulose nebst den Ueberresten von Holzgefässen und vom Zell-

1) Recherches anatom. sur la distribut. des composés pectiq. chez les végét. Journ. de Bot. 1893.

2) Sur l'emploi du rouge de ruthén. en Anat. végét. Compt. rend. hebd. d. séanc. de l'acad. d. scienc, T. CXVI, p. 653.

3) La cristallisat. de la cellulose et la composit. chim. de la membr. cell. végét. Extrait de la Revue „La Cellule“, t. IX, p. 404.

inhalt. Das Resultat dieses Experimentes zeugte also sehr zu Gunsten des gefundenen Processes. Sphärokrystalle von Cellulose war das einzige, was von den Zellwandbestandtheilen der Parenchymzellen zurückblieb. Wir dürfen annehmen, dass das Celluloseskelett, das zurückblieb, einen hohen Grad von Reinheit erreicht hatte.

Erwärmt man statt bei 125° C. bei 150° C., dann kann man die Dauer der Erwärmung etwas verkürzen; Erwärmung bei einer noch höheren Temperatur ist beschwerlich, weil alsdann die Gefahr, dass die Glasröhren zerspringen, zu gross wird. Ausser oben erwähnter Methode habe ich noch eine andere Methode versucht.

Bei früheren Untersuchungen war es mir wiederholentlich aufgefallen, dass bei cellulosehaltigen Zellwänden bei Erwärmung in Glycerin Veränderungen eintraten, ohne dass die Cellulose diesen unterworfen zu sein schien. Bei einigen Objecten habe ich diese Veränderungen in Einzelheiten untersucht und dabei kam ich zum Resultat, dass die Cellulose bei Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. nicht angegriffen wird, indem sehr viele anderen Stoffe aus der Zellwand entfernt werden, so dass es in vielen Fällen gelingt, Skelette von Geweben zu bekommen, die hauptsächlich oder ganz aus Cellulose bestehen.

Die Präparate, welche ich zu untersuchen vornahm, wurden ebenso wie bei früheren Untersuchungen mit dem Glycerin in zugeschmolzenen Glasröhren in einem Oelbade bis auf die erwünschte Temperatur erwärmt. Auf diese Weise bekam ich sehr schöne Präparate; die Zellwände hatten sich nicht im geringsten zusammengezogen, wie bei Erwärmung in Kalilauge. Diese Methode hat den grossen Vorzug, dass sie wenig Zeit in Anspruch nimmt. Bei Anwendung von Glycerin kann die Temperatur bis auf gut 300° C. gesteigert werden, ohne dass man Gefahr läuft, dass die Glasröhren, worin die Erwärmung stattfindet, zerspringen. Dadurch wird die Dauer des Processes bedeutend verkürzt. Innerhalb einer halben Stunde ist die Temperatur von 300° C. erreicht und kann die Erwärmung eingestellt werden. Wenn man z. B. nicht stärker erwärmen könnte als bis auf 150° C., so würden auch wohl Stoffe aus der Zellwand entfernt werden, aber da hätte man die Erwärmung noch länger fortzusetzen, als bei Anwendung von Wasser. Zu diesem Resultate kam ich bei der Wurzel von *Beta vulgaris*.

Bevor ich oben erwähnte Methode bei den *Fungi* anwendete, hatte ich dieselbe versucht bei einer Anzahl von anderen Zell-

wänden. In folgenden Zeilen werde ich einige Ergebnisse mittheilen, wozu diese provisorische Untersuchung führte.

Erstens untersuchte ich die Wände der Parenchymzellen aus der Wurzel von *Beta vulgaris*. In Folge ihres Cellulosegehaltes wurden dieselben durch Chlorzinkjod und durch Jod und Schwefelsäure (76 %) blau und durch Congoroth roth gefärbt. Ausser Cellulose enthalten die Wände auch noch andere Zellstoffe, nach L. Mangin Pektinstoffe. In Folge dessen werden dieselben durch mehrere Farbstoffe gefärbt, welche der Cellulose gegenüber indifferent sind. Stark gefärbt werden sie durch Fuchsin, Methylviolett und Rutheniumroth. Durch Lösungen von Brillantblau und Methylenblau, schwach angesäuert mit Essigsäure, werden die Mittellamelle und die Verdickungen an den Ecken blau gefärbt, ohne dass man beim übrigen Theil der Zellwand eine merkbare Verfärbung wahrnehmen kann. Kupferoxydammoniak erwirkt nicht sofort eine merkbare Veränderung, aber löst nach und nach die Cellulose aus der Zellwand. Wenn man nach einer Maceration von 2 Tagen in Kupferoxydammoniak die Präparate in Ammoniak bringt und nach einiger Zeit sorgfältig mit destillirtem Wasser auswäscht, so kann man sich davon überzeugen, dass die Cellulose sich in der Form von Sphärokrystallen in den unbeschädigten Zellen abgesondert hat. Durch Congoroth werden besagte Sphärokrystalle gefärbt, aber die Zellwand nicht mehr; sonst hat sich das Verhältniss genannten Farbstoffen gegenüber nicht geändert. Aus Obenstehendem geht hervor, dass die Zellwände ausgenommen aus Cellulose auch noch aus anderen Stoffen bestehen. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. sind dieselben ganz oder fast ganz aus der Zellwand entfernt, indem ein·Celluloseskelett zurückblieb. Die Zellwände werden alsdann nicht mehr gefärbt durch Fuchsin, Methylviolett und Rutheniumroth, die Mittellamelle und die Verdickungen an den Ecken nicht mehr durch Brillantblau und Methylenblau. Die Zellwände lösen sich sofort in Kupferoxydammoniak. Den Jodreagentien gegenüber erweisen sie sich als reine Cellulosewände; durch Jodjodkaliumlösung werden sie nicht gefärbt, indem sie durch Chlorzinkjod und Jod und Schwefelsäure sehr leicht rein blau gefärbt werden. Durch Congoroth werden dieselben roth gefärbt. Die lösende Wirkung des Erwärmungsprocesses zeigte sich besonders bei der Mittellamelle und an den verdickten Ecken; in Folge dessen hingen die Zellen lose zusammen. Beim übrigen Theil der Zellwand, der secundären Membran. ist die Schichtung

deutlicher sichtbar geworden. Um noch weiter zu untersuchen, in wie weit die bei *Beta* erzielten Celluloseskelette als rein zu betrachten wären, nahm ich folgendes Controlexperiment vor. Schnitte aus der Wurzel wurden 2 Tage lang mit Kupferoxydammoniak behandelt, um die Cellulose aus der Zellwand zu entfernen, darauf in Ammoniak gebracht, nach einiger Zeit sorgfältig mit destillirtem Wasser ausgewaschen und dann bis auf 300° C. in Glycerin erwärmt. Das Resultat dieses Experimentes war, dass von den Zellwänden ausser einigen unbedeutenden Ueberresten der Mittellamelle nichts mehr zurückgeblieben war. Dasjenige, was die Präparate zurückliessen, bestand hauptsächlich aus Sphärokrystallen von Cellulose nebst den Ueberresten von Holzgefässen und vom Zellinhalt. Aus Vorstehendem glaube ich schliessen zu dürfen, dass die Celluloseskelette als sehr rein zu betrachten seien.

Angesichts des Verhältnisses den Farbstoffen gegenüber glaube ich annehmen zu müssen, dass ausser Cellulose zwei Stoffe in der Zellwand anwesend sind, wovon einer blau gefärbt wird durch Methylenblau und Brillantblau in saurer Lösung, indem der andere wohl stark gefärbt wird durch Rutheniumroth, aber nicht merkbar durch Methylenblau und Brillantblau. Ersterer kommt vor in der Mittellamelle und in den verdickten Ecken; den anderen findet man neben Cellulose in der secundären Membran.

Um über die Existenz dieser beiden Stoffe mehr Gewissheit zu bekommen, untersuchte ich, welche Veränderungen während der Erwärmung in Glycerin hintereinander bei der Zellwand bewirkt werden. Nach Erwärmung bis auf 200° C. war das Verhältniss der Zellwand Rutheniumroth und Brillantblau gegenüber ungefähr noch das nämliche geblieben. Nach Erwärmung bis auf 210° C. wurde die secundäre Membran von Rutheniumroth nicht mehr gefärbt, die Mittellamelle und die verdickten Ecken dagegen sowohl von Rutheniumroth wie von einer sauren Lösung von Brillantblau. Erst nach Erwärmung bis auf 250° C. zeigte sich die Wand beiden Farbstoffen gegenüber vollkommen indifferent. Aus Obenstehendem geht hervor, dass der Stoff, woraus die Mittellamelle hauptsächlich besteht, nicht so bald aus der Zellwand entfernt wird als jener, der neben Cellulose in der secundären Membran vorkommt. Die Vermuthung, es seien ausser Cellulose wenigstens noch zwei Stoffe in der Zellwand anwesend, wird durch obbesagtes Experiment mehr [illegible]

Die Entfernung dieser Stoffe durch Erwärmung in Glycerin beruht erstens auf einem Zersetzungsprocess. Sie ist nicht Folge einer einfachen Lösung, was ich durch folgendes Experiment beweisen kann. Mittelst eines Korkenbohrers nahm ich aus dem Parenchym der Wurzel cylinderförmige Stückchen; nachdem ich den Farbstoff mit Wasser entfernt hatte, liess ich dieselben so lange in Glycerin liegen, bis sie ganz durchzogen waren und erwärmte sie in zugeschmolzenen Glasröhren bis auf 300° C., nachdem ich sie bevor äusserlich abgetrocknet hatte. Nach Erwärmung ergab es sich, dass das Gewebe aus lose zusammenhängenden Zellen bestand, deren Wände sich als reine Cellulosewände zeigten; durch Rutheniumroth z. B. wurden sie gar nicht mehr gefärbt. Gesetzt, dass der mit Rutheniumroth sich färbende Stoff in heissem Glycerin löslich wäre, so hätte er sich bei der Abkühlung hauptsächlich in den Lumina wieder absondern müssen; solches findet aber nicht statt. In den Zellen ist keine Spur von dem Stoff zu entdecken; was ich in den Zellen zurückfand, ergab sich bei genauer Untersuchung nichts anderes zu sein, als die Ueberreste von Protoplasma.

Das zweite Object, das ich untersuchte, war das Endosperm von *Foeniculum capillaceum*. Ebenso wie im vorigen Falle kommen auch hier neben Cellulose andere Stoffe in der Zellwand vor. Die Zellwände werden durch eine Jodjodkaliumlösung gelb gefärbt, durch Chlorzinkjod und Jod und 76 proc. Schwefelsäure blau, durch Congoroth roth. Durch Brillantblau und Methylenblau beide in saurer Lösung und durch Rutheniumroth und Fuchsin werden sie stark gefärbt, durch Methylviolett in geringem Maasse. In Kupferoxydammoniak lösen sich die Zellwände nicht sofort; die Cellulose wird daraus nach und nach entfernt. Das ist eben nicht die einzige Veränderung, die sie erfahren; denn nach genügender Maceration werden sie nicht mehr blau gefärbt durch Methylenblau und Brillantblau in saurer Lösung.

Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. hängen die Zellen sehr lose zusammen; sie sind etwas kleiner geworden, indem die Zellwände bedeutend in Dicke abgenommen haben; dieselben haben bis auf $^1/_3$ ihrer früheren Dicke abgenommen. Die Zellwände verhalten sich den Reagentien und Farbstoffen gegenüber wie reine Cellulose. Durch Jodjodkaliumlösung werden sie nicht mehr gelb gefärbt, durch Chlorzinkjod und Jod und Schwefelsäure blau, durch Congoroth roth, aber mit den übrigen oft genannten Farbstoffen

kann keine Färbung mehr erzielt werden. In Kupferoxydammoniak lösen sich die Zellwände leicht.

Behandeln wir die Zellwände einige Tage mit Kupferoxydammoniak und dann mit Ammoniak und destillirtem Wasser, so lassen sie nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. noch einen Ueberrest zurück. Daher kann ich die bei *Foeniculum* bekommenen Skelette noch nicht als reine Cellulose betrachten.

Die Zellwände des Rindengewebes aus dem Stengel von *Aucuba japonica* reagiren ausser auf Cellulose auch auf Pektinstoffe. Durch Rutheniumroth werden dieselben stark gefärbt; mit Methylenblau in saurer Lösung beschränkt die Färbung sich hauptsächlich auf die Verdickungen in den Ecken. Durch Kupferoxydammoniak kann die Cellulose dem Gewebe entzogen werden; dasselbe erfährt dadurch keine merkbare Veränderung. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. hatte ich noch keine vollkommen reinen Celluloseskelette bekommen; mit Rutheniumroth war noch eine geringe Färbung wahrzunehmen, hauptsächlich bei der Mittellamelle und in den Ecken. Dagegen lösten sich die Zellwände sehr leicht in Kupferoxydammoniak. Es darf gewiss merkwürdig genannt werden, dass nach Erwärmung nicht nur die Zellen lose zusammenhingen, sondern dass auch die Celluloselamellen sich oft getrennt hatten; in Folge dessen war die Schichtung der Zellwand oft sehr deutlich sichtbar geworden.

Das Endosperm von *Strychnos Nux vomica* ist ein sehr geeignetes Object um zu beweisen, dass man mittelst der von mir angegebenen Methode sogar sehr geringe Quantitäten Cellulose in der Form von sehr feinen Skeletten aus der Zellwand absondern kann. Die Zellwände des Endosperms sind sehr dick und zeigen deutlich eine Schichtung. Dieselben enthalten ziemlich wenig Cellulose. Durch Chlorzinkjod und Jod und Schwefelsäure werden sie blau gefärbt, jedoch nicht so stark wie viele anderen Zellwände. Auch werden sie gefärbt durch Congoroth. Ausser Cellulose enthalten sie noch andere Stoffe. Durch Jodjodkaliumlösung werden sie leicht gelb gefärbt, durch Rutheniumroth roth und mit Methylenblau in schwach saurer Lösung sah ich, dass die dünne Mittellamelle eine blaue Farbe annahm. Obgleich die Zellwände nicht reich an Cellulose sind, wirkt Kupferoxydammoniak sehr lösend. Daraus dürfen wir schliessen, dass ausser Cellulose auch noch ein anderer Zellwandbestandtheil entfernt wird. Der Ueberrest der Zellwand, der nach Maceration ...dammoniak zurückbleibt, wird roth gefärbt durch

Rutheniumroth; es ergiebt sich, dass derselbe keine Cellulose enthält.

Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. sah ich, dass die Zellen sich an einigen Stellen getrennt hatten, aber am merkwürdigsten war es, dass bei den meisten Zellen, besonders bei denen, welche ein wenig mehr einwärts gelegen waren, der innere und grösste Theil der Zellwand so sehr unter dem Einflusse der zersetzenden und lösenden Wirkung gewesen war, dass der Ueberrest, den dieser Theil zurückgelassen hatte, anfangs fast der Wahrnehmung entschlüpft war. Der Ueberrest der Zellwand zeigte sich als reine Cellulose. Derselbe löste sich leicht in Kupferoxydammoniak. Durch Chlorzinkjod und Jod und Schwefelsäure wurde der Ueberrest blau gefärbt, durch Congoroth roth; durch Jodjodkaliumlösung, durch Rutheniumroth und durch Methylenblau in saurer Lösung wurde derselbe nicht gefärbt. Wenn wir die Zellwand nach Erwärmung in Glycerin roth färben mit Congoroth oder blau, indem wir weiter ein wenig Salzsäure hinzufügen, oder mit Jod und Schwefelsäure vorsichtig die Cellulosereaction herbeiführen, so können wir den inneren Theil besser wahrnehmen; wir sehen dann sogar noch etwas von der Schichtung. Die zahlreichen feinen Kanälchen in der Zellwand, welche nach Erwärmung in Glycerin bis auf 250° C. sehr deutlich sichtbar waren, konnte ich nach Erwärmung bis auf 300° C. nicht mehr wahrnehmen.

Gereinigte Watten, welche, weil sie hauptsächlich aus Cellulose bestehen, ohne vorhergegangene Behandlung schon in Kupferoxydammoniak schwinden, zeigen, wenn wir dieselben bis auf 300° C. in Glycerin erwärmen, nur eine sehr geringe Veränderung. Vor der Erwärmung wurden dieselben durch mehrere der von mir benutzten Farbstoffe in geringem Maasse gefärbt, nur durch Methylviolett in stärkerem Maasse, nach Erwärmung nur allein noch durch Congoroth, woraus hervorgeht, dass ein oder mehrere Stoffe entfernt sind. Nach der Erwärmung färbt Congoroth ein wenig stärker als vor der Erwärmung, aber in beiden Fällen ist die Farbe ziemlich schwach und wird der Farbstoff langsam aufgenommen. Wiesner[1]) kommt auf Grund seiner Erfahrung mit Baumwolle zu dem unrichtigen Schlusse, dass Cellulose durch Congoroth nur schwach gefärbt wird. Es scheint, dass dieser Farbstoff nur mit Mühe durch die feste Wand eindringen kann.

1) Die Elementarstructur, p. 144.

Wenn wir die Watten einen Augenblick der lösenden Wirkung von Kupferoxydammoniak unterwerfen, so schwellen sie bedeutend auf. Entfernen wir das Lösungsmittel bald und sorgfältig, so können wir uns davon überzeugen, dass die zurückgebliebenen Ueberreste durch Congoroth stark gefärbt werden. Für Sphärokrystalle hat Gilson[1]) schon erwiesen, dass dieselben durch Congoroth roth gefärbt werden.

Von den Zellen mit verholzten Wänden untersuchte ich die sehr dickwandigen Zellen aus der Wurzel von *Dictamnus albus*, die dünnwandigen Markzellen aus dem Stengel von *Sambucus nigra* und die verschiedenen Zellen mit verholzten Wänden, die wir in dem Stengel von *Vitis vinifera* antreffen. Es ist eine merkwürdige Erscheinung bei den verholzten Zellwänden, dass die Cellulose wenigstens grösstentheils sich nicht löst in Kupferoxydammoniak. Wenn nach einer Maceration von 2 oder 3 Tagen aus den nicht verholzten Zellwänden alle Cellulose entfernt ist, so lässt sich bei den verholzten Zellwänden dieser Zellstoff noch in hinreichender Quantität nachweisen. Eine Erklärung dieser Erscheinung wurde bis jetzt noch nicht gegeben.

Die verholzten Zellwände verhielten sich bei Erwärmung in Glycerin in den drei genannten Fällen der Hauptsache nach auf nämliche Weise. Nach Erwärmung bis auf 300° C. ergab es sich, dass mehrere Stoffe aus der Zellwand entfernt waren, theils auch dieselben, denen die verholzten Zellwände ihre besonderen Eigenschaften verdanken. Ich überzeugte mich davon, indem ich die Zellwände mit Jodreagentien, Farbstoffen, Phloroglucin und Salzsäure und Anilinsulfat untersuchte. Auch untersuchte ich die Löslichkeit in Kupferoxydammoniak, wobei es sich ergab, dass die Cellulose nach der Erwärmung leicht sich löste. Obgleich ich eine scheinbar vollständige oder fast vollständige Lösung bekommen hatte, so bestanden die Zellwände noch bei weitem nicht aus reiner Cellulose. Mit Brillantblau und Methylenblau in saurer Lösung bekam ich u. A. noch eine blaue Färbung.

Bei den Siebröhren von *Vitis vinifera* untersuchte ich, wie die Callose sich bei Erwärmung in Glycerin zeigte. Durch eine Lösung von Brillantblau, wobei keine Essigsäure hinzugefügt wurde, werden die Callose-Verdickungen blau gefärbt, indem übrigens alle Zellwände farblos blieben. Nach der Erwärmung in Glycerin bis auf 250° C. waren obbesagte Verdickungen noch anwesend und konnte

1) La cristall. d. l. cellulose u. s. w., p. 403.

man dieselben mit Brillantblau noch blau färben, aber nach Erwärmung bis auf 300° C. waren sie vollkommen entfernt und waren die Siebplatten blossgelegt.

Bekannter Weise wird in vielen Zellwänden neben Cellulose oft Amyloïd gefunden. Dieser Stoff wird durch eine sehr schwache Lösung von Jod und Jodkalium, z. B. eine Lösung, welche nur $^1/_{25}$ % Jod enthält, nicht blau gefärbt, wohl durch eine stärkere Lösung, z. B. eine, die $^1/_5$ % Jod enthält. Hinzufügung von Wasser entfernt die entstandene Farbe wieder bald. Weiter kann ich noch sagen, dass es ebenso gelingt, Amyloïd blau zu färben mit einer sehr schwachen Jodlösung, wenn genannter Zellstoff zu gleicher Zeit mit verdünnter Schwefelsäure in Berührung ist. Durch eine Jodjodkaliumlösung, welche $^1/_{25}$ % Jod, $^2/_5$ % Jodkalium und 10 % Schwefelsäure enthält, wird Amyloïd gefärbt. In dieser Lösung ist die Schwefelsäure folglich dermassen verdünnt, dass dieselbe in Vereinigung mit Jod die Cellulose nicht blau färben kann. Ebenso wie Cellulose, so wird auch Amyloïd durch Congoroth gefärbt.

Beim Endosperm von *Paeonia officinalis* und bei dem von *Tamarindus indica* untersuchte ich, wie das Amyloïd sich verhielt bei Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. In keinem der beiden Fälle wurde dasselbe vollkommen aus der Zellwand entfernt, so dass es mir nicht gelang, reine Celluloseskelette zu bekommen. Bei *Paeonia* ist die Blaufärbung mit Jodjodkaliumlösung nach der Erwärmung schwächer als vor der Erwärmung. Bei *Tamarindus* enthält die dicke secundäre Membran Amyloïd und meistens keine Cellulose, die primäre oder Mittellamelle stets Cellulose, aber auch Amyloïd. Nach der Erwärmung ist erstere meistens vollständig gelöst, indem letztere Widerstand geleistet hat. Dieselbe wird noch blau gefärbt durch Jodjodkaliumlösung; das Amyloïd ist also noch nicht ganz entfernt.

Die Erwärmung in Glycerin versuchte ich auch noch bei zwei Pflanzen, welche nicht zu den Phanerogamen gehören, bei *Fucus vesiculosus* und *Sphaerococcus crispus*. Das Gewebe von *Fucus vesiculosus* besteht aus ziemlich dickwandigen Zellen mit cellulosehaltigen Wänden, welche durch sogenannte Intercellularsubstanz verbunden sind. Diese ist in bedeutender Quantität anwesend. Unter den Zellwandbestandtheilen finden wir zwei Stoffe, welche durch Jod und Schwefelsäure blau gefärbt werden, Cellulose und einen noch unbekannten Stoff, den ich Fucin nennen werde.

Besagter Stoff wird durch Jodjodkaliumlösung und verdünnte Schwefelsäure blau gefärbt. Ein Theil Schwefelsäure auf 100 Theile Lösung genügt schon. Durch stärkere, z. B. 76proc. Schwefelsäure, geeignet, um in Vereinigung mit Jod die Cellulosereaction herbeizuführen, geht die blaue Farbe wieder verloren. Das Fucin ist ein Bestandtheil der sogenannten Intercellularsubstanz. Wenn wir dasselbe mit Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnter Schwefelsäure blau gefärbt haben und dann Schwefelsäure von 76% hinzufügen, dann sehen wir bei der Intercellularsubstanz die blaue Farbe verschwinden und beim Rest, dem cellulosehaltigen inneren Theil der Zellwand, eine blaue Farbe hervortreten. Durch Rutheniumroth wird die ganze Wand gefärbt. Durch Kupferoxydammoniak wird die Cellulose der Wand entzogen. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. ist jener Theil der Wand, der die Cellulose enthält, wenigstens grösstentheils befreit von anderen Stoffen und leicht löslich in Kupferoxydammoniak. Die Intercellularsubstanz hat einen gelblichen Rest zurückgelassen und wird durch Jod und sehr verdünnte Schwefelsäure nicht mehr blaugefärbt.

Das Gewebe von *Sphaerococcus crispus* besteht aus ziemlich dicken cellulosehaltigen Zellwänden mit sogenannter Intercellularsubstanz dazwischen. Durch Rutheniumroth wird die ganze Wand roth gefärbt. Durch Kupferoxydammoniak kann die Cellulose aus der Zellwand gelöst werden. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. bestand das Gewebe aus lose zusammenhängenden Zellen und ergab es sich, dass die Cellulose, wenn nicht vollkommen, jedenfalls so gut wie von anderen Stoffen befreit und in Kupferoxydammoniak sehr leicht löslich war.

Diese Ergebnisse beweisen schon genügend, dass man durch Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. in kurzer Zeit sehr viel Stoffe aus der Zellwand entfernen kann, indem die Cellulose keine Zersetzung erfährt und in natürlicher Form zurückbleibt. In einigen Fällen bekommt die Cellulose einen hohen Grad der Reinheit, andernfalls bleibt sie noch mit anderen Bestandtheilen vermischt, aber ist doch insoweit gereinigt, dass wir dieselbe in Kupferoxydammoniak sich sofort lösen sehen. Besagte Methode giebt uns also ein Mittel an die Hand, um in vielen Fällen mit grosser Gewissheit die Anwesenheit von Cellulose in der Zellwand oder deren Abwesenheit zu bestimmen. Lässt die Zellwand einen Rest zurück, so können wir denselben mit Chlorzinkjod und Jod und

Schwefelsäure auf Cellulose untersuchen. Die Möglichkeit, dass bei Anwesenheit von Cellulose die blaue Farbe noch maskirt wird durch die Anwesenheit von anderen Stoffen, ist sehr gering, indem wir nicht zu fürchten haben, dass geringe Quantitäten zersetzt werden und in Folge dessen der Betrachtung entschlüpfen. Lässt eine Zellwand in Glycerin keinen Rest zurück, so ist solches ein Beweis, dass keine Cellulose anwesend ist.

Ueber Chlorzinkjodlösung als Reactiv auf Cellulose möchte ich bemerken, dass die in der Lösung anwesende Quantität Chlorzink ein bedeutender Factor ist für die Erlangung einer schönen Reaction. Mehrere durch Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. soviel wie nur immer möglich von anderen Bestandtheilen befreite cellulosehaltige Wände brachte ich in eine Jodjodkaliumlösung, welche 1% Jod enthält; dann liess ich 40, 50, 60 und 70proc. Chlorzinklösungen darauf einwirken. Durch eine 70proc. Lösung entstand eine dunkelblaue Farbe, welche nach und nach wieder verschwand. Durch eine 60proc. Lösung entstand eine dauerhafte blaue Farbe; wenigstens nach 24 Stunden waren die Zellwände noch dunkelblau gefärbt. Mit 40 und 50proc. Lösungen erhielt ich schwächere Färbungen. Eine Lösung von 60% ist also vorzuziehen. Eine Lösung von 70% wirkt zu stark ein, mit Lösungen von 40 und 50% ist die Einwirkung nicht hinreichend. Fügt man einer 60proc. Lösung Jod und ein wenig Jodkalium zu und schüttelt man dieselbe, bis durch Aufnahme von Jod ihre Farbe dunkelgelb oder braungelb geworden ist, so bekommt man in einigen Minuten eine Chlorzinkjodlösung, welche man als Reagens auf Cellulose anwenden kann.

B. Ueber die Auffindung von Chitin.

Erst in letzterer Zeit ist es Gilson gelungen, auf makrochemischem Wege bei 11 *Fungi* die Anwesenheit festzustellen von Chitin, einem Stoffe, dessen häufiges Vorkommen im Thierreich schon längst bekannt war. Auf mikrochemischem Wege ist es bis jetzt noch nicht gelungen, diesen Stoff mit Gewissheit nachzuweisen, weder denjenigen, welche sich mit pflanzenanatomischer, noch denjenigen, welche sich mit zootomischer Untersuchung beschäftigt haben. Weil ich einsah, dass es für die Kenntniss der Zellwände der *Fungi* von grosser Bedeutung sein würde, ---- ---
das Chitin in der Zellwand unter dem Mikroskop nachw

war ich eifrigst bestrebt, eine scharfe mikrochemische Reaction zu finden, wodurch man die Anwesenheit von genanntem Zellstoffe genau nachweisen könnte. Obwohl ich anfangs Schwierigkeiten zu überwinden hatte, ist es mir vollkommen nach Wunsch gelungen.

Gilson hat dargethan, dass Chitin durch Erwärmung mit Kalilauge bis auf 180° C. übergeführt wurde in Mycosin und ferner auch, dass Mycosin durch Jodjodkaliumlösung, welche eine Spur freier Säure enthielt, röthlich violett gefärbt wurde. Diese zwei Thatsachen benutzte ich zum Ausgange der von mir befolgten Methode. Was die Zersetzung des Chitins in Mycosin anbetrifft, so bemerke ich, dass Gilson die *Fungi* mit gleichen Quantitäten Aetzkali und Wasser bis auf 180 zu 190° C. erwärmte und diese Erwärmung so lange anhielt, bis sich keine Blasen mehr zeigten und die Masse trocken zu sein schien. Um das Kaliumhydroxyd zu entfernen, wurde der bis auf 80° C. abgekühlten Masse eine grosse Quantität Wasser hinzugefügt; nach Absetzung wurde der Bodensatz gesammelt und sorgfältig mit destillirtem Wasser abgewaschen. Es versteht sich, dass, wenn man mikroskopische Präparate auf diese Weise behandelte, sie entweder ganz verloren gingen oder soviel gelitten hätten, dass sie sich zur näheren Untersuchung nicht mehr eignen würden. Daher versuchte ich die Umwandlung in Mycosin derartig zu bewirken, dass Kochen, Aufblähen und Eindämpfen bis zur Trockenheit vermieden werden. Die zu untersuchenden Präparate brachte ich mit concentrirter Kalilauge in Glasröhren, welche zugeschmolzen und dann in einem Oelbade bis auf 180° C. erwärmt wurden. Auf diese Weise behandelt blieben die Präparate ganz, aber zu meinem Bedauern entdeckte ich, dass dieselben beim Ueberbringen in destillirtes Wasser ganz zerflossen. Bei mehreren *Fungi* erfuhr ich Nämliches. Dass die Ursache dieses Zerfliessens in einer chemischen Veränderung des Mycosins zu suchen wäre, kam mir höchst unwahrscheinlich vor. Was ich sah, wenn ich die Erscheinung unter dem Mikroskop beobachtete, stimmte mit dieser Meinung vollkommen überein. In zerfliessenden Präparaten sah ich, dass sich körnige Massen bildeten, welche, nach Entfernung der Kalilauge mittelst Wasser, durch Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnte Schwefelsäure violett gefärbt wurden, also Mycosinreaction zeigten. Lösung des Mycosins in verdünnter Kalilauge konnte eben so wenig als die Ursache des Zerfliessens betrachtet werden, denn als ich die Kalilauge nach und nach mit Wasser verdünnte, gelang es mir,

bisweilen die Zellwände ganz zu erhalten und dieselben mit Jodjodkaliumlösung und verdünnter Schwefelsäure violett zu färben, was nicht der Fall hätte sein können, wenn das Mycosin in verdünnter Kalilauge löslich wäre. Obgleich es mir möglich war, durch langsame Verdünnung der Kalilauge die Präparate vor dem Untergange zu behüten, so konnte ich die erzielten Resultate für eine genaue Untersuchung der Zellwände noch nicht befriedigend nennen. Ueberdies forderte diese Methode viel Zeit. Es schien mir, dass die Ursache des Zerfliessens in der Kraft zu suchen sei, womit das Wasser durch die mit concentrirter Kalilauge imbibirten Wände angezogen wird. Diese, welche sich schon chemisch verändert und in Folge dessen an Festheit verloren haben, sind der plötzlichen Wasseraufnahme nicht gewachsen und zerfallen in eine feinkörnige Substanz. Ich nahm an, dass andere Flüssigkeiten durch die mit Kalilauge imbibirten Wände vielleicht nicht mit einer solchen Kraft angezogen werden würden als Wasser. Dazu versuchte ich die Kalilauge mit 90proc. Spiritus zu entfernen, in der Hoffnung, hierdurch die Zerfliessung zu verhindern. Das dabei erzielte Resultat war sehr günstig; die Präparate blieben vollkommen in der Form; auch wenn ich dieselben darnach in destillirtes Wasser überbrachte, war keine Spur von Zerfliessung zu bemerken (vergl. Fig. 13 u. 14, Taf. XVII und Fig. 37 u. 38, Taf. XVIII). Nur ein Paar *Fungi*, wobei wenig oder gar kein Chitin in der Zellwand vorkam, machten hiervon eine Ausnahme, aber indem ich den Alkohol nach und nach mit Wasser verdünnte, gelang es mir, auch in diesen Fällen befriedigende Resultate zu erzielen. Dann untersuchte ich die Präparate auf Mycosin mit Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnter Schwefelsäure. Ich brachte dieselben unter das Deckglas in die genannte Jodlösung und liess dann ein wenig schwefelsäurehaltiges Wasser hinzufliessen. Ich zog diese Säure den anderen vor, weil bei der gewöhnlichen Temperatur Mycosin in sehr verdünnter Schwefelsäure unlöslich ist.

Die Untersuchung auf Mycosin erzielte sehr überraschende Resultate. Ich sah, dass die Zellwände eine schöne hellrothviolette Farbe annahmen, die mehr oder weniger stark war, je nach dem Umstande, ob die Quantität Chitin in der ursprünglichen Wand grösser oder kleiner war. Bisweilen war die Farbe so stark, dass die Zellwand fast wie schwarz aussah. Genau konnte ich wahrnehmen, wo sich Mycosin in der veränderten Zellwand befand und folglich konnte ich auch entdecken, auf welchen Stellen Chitin in der nicht geänderten Wand vorkam. Sogar bei sehr kleinen dünn-

wandigen Sporen bekam ich bisweilen eine starke Reaction. Ich kam bald zu der Ueberzeugung, dass diese neue mikrochemische Reaction an Schärfe der Cellulosereaction mit Chlorzinkjod und der mit Jod und Schwefelsäure durchaus nicht nachsteht und dass sie für die Kenntniss der Zellwände der *Fungi* ebenso bedeutend ist als die genannten Cellulosereactionen für die Kenntniss der Zellwände der höheren Pflanzen.

Weil bei Erwärmung in Kalilauge bis auf 180° C. Gefahr besteht für das Zerspringen der Glasröhren, in denen sich die Präparate mit der Kalilauge befinden, so versuchte ich, ob man die Erwärmung auch bei einer niederen Temperatur vornehmen könnte. Ich kam dabei zum Resultate, dass eine Erwärmung bis auf 160° C. vollkommen genügt. Die Temperatur des Wasserbades reicht jedoch nicht hin.

Ein Vorzug der Mycosinreaction ist, dass dieselbe gelingt mit Jodlösungen und Schwefelsäure von sehr verschiedener Stärke. Mit günstigem Erfolg habe ich Jodjodkaliumlösungen gebraucht mit $^1/_5$ % (0,2 Theil Jod und 2 Theile Jodkali auf 100) bis zu 1% (1 Theil Jod und 4 Theile Jodkali auf 100) Jod und verdünnter Schwefelsäure von $47^1/_2$% (1 Theil von 95% auf 1 Theil Wasser), von ungefähr 16% (1 Theil von 95% auf 5 Theile Wasser), von 2%, 1% und schwächer. 76proc. Schwefelsäure (4 Theile von 95% auf 1 Theil Wasser), geeignet, um in Vereinigung mit Jod Cellulose blau zu färben, macht die violette Farbe der Mycosinreaction verschwinden.

Während der Untersuchung kam ich zu der Ueberzeugung, dass schwache Lösungen von Jod und Schwefelsäure oft den stärkeren vorzuziehen sind. Ausser Mycosin enthält die Zellwand oft Stoffe, welche durch Jod gelb oder braun gefärbt werden, und die violette Farbe weniger oder mehr ändern oder maskiren. Daher soll man nicht zu viel Jod anwenden, weil man sonst eine weniger reine Farbe wahrnimmt. Wenn man ein wenig zuviel Jod angewendet hat, so kann man die Farbe verbessern, indem man die Präparate mit Wasser auswäscht. Die gelbe oder braune Farbe, welche einige Stoffe angenommen haben, wird dadurch geschwächt oder aufgehoben, indem die violette Farbe, welche mehr standhafter Art ist, schöner hervortritt.

In einigen Fällen bemerkte ich, dass, wenn in der Zellwand wenig Mycosin vorkommt und viel von einem Stoffe, der in verdünnter Schwefelsäure löslich ist, es nöthig ist, um der Zerfliessung

zuvorzukommen, dass die Schwefelsäure möglichst verdünnt angewendet werde.

In einigen Fällen wurde die violette Farbe maskirt durch die Anwesenheit von schwarzbraunen Stoffen in der Zellwand. Mittelst verdünnter Chromsäure gelang es mir oft, dieselben mehr oder weniger zu zersetzen, wodurch es möglich war, mit Jod und einer Spur Schwefelsäure die Violettfärbung herbeizurufen.

Wenn man in einem mikroskopischen Präparate Mycosin und Cellulose neben einander vor sich hat, so kann man beide leicht unterscheiden. Cellulose nimmt nach Behandlung mit Kalilauge mit Jodjodkaliumlösung bisweilen wohl eine schwach blaue Färbung an, aber durch Auswaschen mit destillirtem Wasser kann dieselbe wieder bald entfernt werden, indem die violette Farbe, die Mycosin mit Jodjodkaliumlösung und einer Spur Schwefelsäure annimmt, nicht bald verschwindet. Wenn wir hiermit die Mycosinreaction hervorgerufen haben und 76proc. Schwefelsäure hinzufügen, so sehen wir, dass bei den Wänden, welche ursprünglich Chitin enthielten, die violette Farbe verschwindet, indem die cellulosehaltigen eine blaue Farbe annehmen (vergl. Fig. 4 u. 5, Taf. XVII und Fig. 23 u. 24, Taf. XVIII). Hierzu bemerke ich, dass bei der Entfärbung der mycosinhaltigen Zellwände, die rothviolette Farbe geneigt zu sein scheint, sich zuweilen in blauviolett umzuändern.

Weil es nicht möglich ist, kleine Objecte, wie z. B. Bakterien, nach Erwärmung in Kalilauge in starken Spiritus überzubringen, so habe ich meine Methode modificirt mit dem Zwecke, auch die Untersuchung von sehr kleinen Objecten zu ermöglichen. Nachdem die Präparate bis auf 160° C. in Kalilauge erwärmt waren, fügte ich eine gewisse Quantität Glycerin hinzu und nach sorgfältiger Mischung destillirtes Wasser; nach genügender Absetzung wurde ein wenig des Bodensatzes unter das Deckglas gebracht, die Kalilauge mit dem Glycerin mittelst Filtrirpapier vorsichtig weggezogen, Wasser hinzugefügt und dann Jodjodkaliumlösung und ein wenig sehr verdünnte Schwefelsäure. Auf diese Weise gelang es mir, auch das Zerfliessen der Zellwände zu verhindern und konnte die Untersuchung nach Mycosin erfolgen.

Obgleich die Mycosinreaction mit Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnter Schwefelsäure ungemein scharf und kennzeichnend ist, so habe ich doch sicherheitshalber auch noch untersucht, wie die Zellwand nach Erwärmung in Kalilauge sich einigen anderen Reagentien gegenüber verhält. Nach Gilson ist das Mycosin in

2—3proc. Salzsäure leicht löslich. Bei den Zellwänden, bei denen ich Mycosinreaction bekam, untersuchte ich daher das Verhalten einer $2^1/_2$proc. Salzsäure gegenüber. In einigen Fällen sah ich unter dem Mikroskop die ganze Zellwand sich sofort lösen. Hierzu muss ich bemerken, dass, wenn wir unter dem Mikroskop eine Zellwand, wie es scheint, sich ganz lösen sehen, die Lösung in Wirklichkeit oft noch nicht vollkommen ist. Kleine Quantitäten unlöslichen Stoffes werden bisweilen in fein vertheiltem Zustande durch das Lösungsmittel mitgeführt und können der Wahrnehmung entschlüpfen. In vielen Fällen sollten wir folglich eher von zerfliessen als von lösen sprechen. In anderen Fällen bemerkte ich eine theilweise Lösung, indem in noch anderen Fällen die Zellwand sich nicht merkbar geändert hatte. Darauf liess ich unter dem Deckglase Jodjodkaliumlösung mit einer Spur Schwefelsäure hinzufliessen. Die zurückgebliebenen Präparate wurden gewöhnlich noch theilweise violett gefärbt, indem um das Präparat oder in dessen Nähe sich ein rothviolettes, körniges Präcipitat bildete. Bisweilen nahm ich ein neues Präparat und brachte dasselbe mit einer sehr geringen Quantität sehr verdünnter Salzsäure auf den Objectträger, fügte Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnte Schwefelsäure hinzu und bedeckte sämmtliches mit dem Deckglase, wonach ich auch ein violett gefärbtes körniges Präcipitat wahrnehmen konnte. Wenn mit der nöthigen Vorsicht reagirt wird, so kann die Löslichkeit des Mycosins immer mikrochemisch nachgewiesen werden. Statt sehr verdünnter Salzsäure könnte man auch sehr verdünnte Essigsäure anwenden, weil Mycosin hierin auch löslich ist.

Nicht ohne Wichtigkeit ist das Verhältniss der Zellwände, welche Mycosin enthalten, einer Jodjodkaliumlösung und dem Chlorzink gegenüber. Nach Behandlung mit Jodjodkaliumlösung werden dieselben durch eine schwache Chlorzinklösung röthlich-violett gefärbt; Hinzufügung einer stärkeren Chlorzinklösung, z. B. eine, welche 40, 50 oder 60 % Chlorzink enthält, bewirkt eine blauviolette oder blaue Verfärbung, indem eine noch stärkere Chlorzinklösung, nl. eine 70-proc., Entfärbung bewirkt. Die blauviolette Farbe, welche Jodjodkaliumlösung und Chlorzink oder Chlorzinkjod, das Reagens auf Cellulose, bei Mycosin hervorrufen, ist bei Weitem nicht so stark als die rothviolette Farbe, welche mit Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnter Schwefelsäure hervorgerufen wird. Ueberdies würde man erstgenannte Reaction vielleicht auch noch mit der Cellulosereaction verwechseln können, weil der Unterschied in Farbe oft nicht

merkbar ist. Also zwei Gründe, um letztgenannte Mycosinreaction vorzuziehen.

Bei Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. verhält das Chitin sich ebenso wie die Cellulose; d. h. dass es mir nicht gelingen wollte, dasselbe aus der Zellwand zu entfernen oder irgend welche Aenderung bei demselben wahrzunehmen. Sämmtliche chitinhaltigen Zellwände lassen also bei Erwärmung in Glycerin einen Ueberrest zurück; das Verhalten dieses Ueberrestes den Reagentien gegenüber lässt uns annehmen, dass das Chitin sich nicht geändert hat; erwärmen wir denselben mit concentrirter Kalilauge bis auf 160° C., so findet eine Umwandlung in Mycosin statt, das sich mit Beachtung der erforderlichen Vorsicht mikrochemisch nachweisen lässt. Lässt eine Zellwand bei Erwärmung in Glycerin keinen Ueberrest zurück, so ist dies ein Beweis, dass dieselbe kein Chitin und auch keine Cellulose enthält.

C. Ueber die Auffindung von Pektinstoffen und Callose.

Nach L. Mangin ist bei den *Fungi* die Callose, ein Stoff, der bei den Phanerogamen in den Siebröhren gefunden wird, als der bedeutendste Zellstoff zu betrachten, indem bisweilen auch Pektinstoffe und Cellulose vorkommen. L. Mangin bedient sich bei seinen Untersuchungen häufig der Farbstoffe. Nach dessen Aussage soll speciell Bayer's Blau die Callose färben. Viel Mühe gab ich mir, diesen Farbstoff zu bekommen; schliesslich erhielt ich aus der Fabrik von Bayer & Co. zu Elberfeld einen Farbstoff unter dem Namen „Brillantblau extra grünlich" mit der Mittheilung, dass Bayer's Blau nicht mehr bereitet wird, aber dass beigehender Farbstoff (triphenyl-para-rosanilintrisulfosaures Natron), was die chemische Beschaffenheit anbetrifft, damit vollkommen übereinstimmte, obgleich die Weise der Darstellung einigermassen abgeändert war. Bei *Vitis vinifera* und *Pirus Malus* untersuchte ich, wie der neue Farbstoff nebst elf anderen Anilinfarbstoffen sich hinsichtlich der Zellwand verhielten, besonders hinsichtlich der Calloseverdickungen. Durch mehrere Farbstoffe wurden dieselben gefärbt, u. A. durch Congoroth; gewöhnlich wurden die meisten Zellwände zu gleicher Zeit gefärbt; nur mit „Brillantblau extra grünlich" bemerkte ich ausschliesslich bei der Callose Blaufärbung. Dieser Farbstoff ist folglich als Farbmittel für Callose anderen vorzuziehen.

Das beste Mittel, um Pektinstoffe zu färben, ist nach Mangin Rutheniumroth (ruthenium oxychloratum ammoniacale); auch wird zum besagten Zwecke Methylenblau empfohlen, das in einer mit Essigsäure schwach angesäuerten Lösung angewendet wird.

Obgleich ich der Untersuchung mit Farbstoffen nach der chemischen Beschaffenheit der Zellwand nicht einen so grossen Werth zuerkenne als derjenigen mit anderen Reagentien, so wollte ich doch die von Mangin gefolgte Untersuchungsmethode und die damit erzielten Resultate nicht ausser Beachtung lassen. Daher habe ich bei mehreren *Fungi* die Zellwände mit Farbstoffen untersucht, sowohl vor als nach der Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. Die von mir benutzten Farbstoffe sind folgende: Rutheniumroth, Brillantblau extra grünlich, in neutraler und durch Essigsäure schwach angesäuerter Lösung, Methylenblau in schwach saurer Lösung und Congoroth in schwach ammoniakalischer Lösung.

Das grosse Hinderniss gegen die Anwendung von Farbstoffen zum obbesagten Zwecke ist, wie mir vorkommt, das, dass durch einen und denselben Farbstoff gewöhnlich mehrere sehr verschiedenen Stoffe gefärbt werden[1]), so dass bei Beobachtung der gefärbten Objecte unserer chemischen Kenntniss thatsächlich wenig geholfen wird. Und doch ist es merkwürdig, dass einige chemische Körper von gewissen Farbstoffen so stark gefärbt werden, andere dagegen gar nicht, weshalb ich Farbstoffe mit günstigem Erfolge anwenden konnte, um in einigen Fällen nachzuweisen, dass mehrere Zellstoffe fehlten; aber als Mittel, um die Anwesenheit von gewissen Stoffen zu bestimmen, haben sie einen geringeren Werth.

II. Untersuchte *Fungi*.

Die Zahl der von mir untersuchten *Fungi* beläuft sich ungefähr auf 100. Möglichst viel habe ich dafür gesorgt, dass die verschiedensten Familien vertreten wurden. Nicht nur habe ich die vegetativen Organe untersucht, sondern auch die Fortpflanzungsorgane. Bevor ich zur Beschreibung der dabei erzielten Resultate schreite, möchte ich eine Uebersicht von den untersuchten *Fungi* geben:

---

1) Mangin, Rech. anat. sur la distrib. d. comp. pect. l. c., p. 39.

Bacteriaceae:

Bacillus Megaterium De Bary. — Reinkultur auf Agar.
Bacillus anthracoïdes Trev. — „ „ „
Bacillus mesentericus vulgatus Fluegge. — „ „ „
Bacillus fluorescens putidus Fluegge. — „ „ „
Bacillus violaceus Schroeter. — „ „ Glycerinagar.
Bacillus pulcher Beyerinck. — „ „ Malzextractgallerte.

Myxomycetes:

Fuligo septica Gmel. (**Aethalium septicum* Fr.) — Plasmodien und Fruchtkörper.
**Didymium squamulosum* (*A. & S.*) Fr. — Fruchtkörper.
**Plasmodiophora Brassicae* Woron. — Sporen.

Peronosporaceae:

Plasmopara densa Schröt. (**Peronospora densa* Rabh.) — Sporangienträger.
**Cystopus Portulacae* Lév. — Mycelium mit Conidienträgern.

Saprolegniaceae:

Saprolegnia dioica De Bary. — Mycelium mit Sporangien.

Chytridiaceae:

**Synchytrium Taraxaci* De Bary et Wor. — Dauerzelle.

Entomophthoreae:

Empusa Muscae (Fres.) Cohn. — Mycelium mit Conidienträgern.

Mucorineae:

Mucor Mucedo L. — Sporangienträger.
Chlamydomucor racemosus Fres. — Mycelien mit Sporangienträgern und Chlamydosporen.
Pilobolus crystallinus Tode. — Sporangienträger.

Rhizopeae:

Rhizopus nigricans Ehrbg. — Mycelium mit Sporangienträgern.

Saccharomycetes:

Saccharomyces Cerevisiae Meyen.

Erysipheï:

**Sphaerotheca Castagnei* Lév. — Mycelium mit Ascusfrüchten und Conidienträgern.
**Erysiphe communis* Lév. — „ „ „
Phyllactinia suffulta (Rebentisch) Sacc. (*Phyllactinia guttata* Lév). — Mycelium mit Ascusfrüchten.

Perisporiae:

Eurotium herbariorum Lk. mit der Conidienform *Aspergillus glaucus* Lk. — Mycelien mit Ascusfrüchten und Conidienträgern
Penicillium glaucum Lk. — Mycelium mit Conidienträgern.

Tuberacei:

Elaphomyces granulatus Fr. — Fruchtkörper.

Pyrenomycetes:

**Nectria cinnabarina* (Tode) Fr. mit der Conidienform **Tubercularia vulgaris* Tode. — Stromata mit Perithecien und Conidien.
**Claviceps purpurea* (Fr.) Tul. mit der Conidienform *Sphacelia segetum.* — Stroma mit Conidien, Sclerotium, Stroma mit Perithecien.
**Epichloë typhina* (Pers.) Tul. — Stroma mit Perithecien.
Chaetomium pannosum Wallroth. — Perithecien.
Leptosphaeria agnita (Desm.) Cesati et de Not. (**Sphaeria agnita* Desm.). — Perithecium
**Cladosporium fumago* Lk. — Mycelium mit Conidien.
Quaternaria dissepta (Fr.) Tul. (**Valsa dissepta* Fr.). — Stroma mit Perithecien.
**Cytispora leucosperma* (Pers.) Fr. — Conidienstroma.
**Xylaria Hypoxylon* (L.) Grev. — Stroma.
Phyllachora graminis (Pers.) Fuckel. (**Dothidea graminis* Fr.). — Stroma mit Perithecien.

Hysteriaceae:

Hysterographium Fraxini (Pers.) de Not. (**Hysterium fraxini* Pers.). — Apothecium.

Discomycetes:

**Rhytisma salicinum* (Pers.) Fr. — Sclerotium.
**Bulgaria inquinans* (Pers.) Fr. — Apothecium.
Botrytis cinerea Pers. (**Botrytis grisea* B., *Sclerotium durum* Pers.) — Sclerotium.
Humaria granulata (Bull.) Quélet — Apothecium.
**Peziza badia* Pers. — Apothecium.
**Morchella esculenta* (L.) Pers. — Hut mit Hymenium.
**Helvella crispa* (Scopoli) Fr. — „ „ „

Lichenes:

**Collema pulposum* Bernh. — Thallus.
**Graphis scripta* L. — Thallus mit Fruchtkörpern.
Sphaerophorus ramulosus Ach. — Thallus mit Fruchtkörpern.
Pertusaria communis D. C. — „ „ „
Biatorina cyrtella Ach. — Fruchtkörper.
Lecanora subfusca L. — „
Peltigera canina Hoffm. — Thallus mit Fruchtkörpern.
Sticta pulmonaria Ach. — „
Parmelia stellaris L. — „ mit Fruchtkörpern.
[illegible] *landica* L. — „ „ „

Ramalina fraxinea L. — Thallus mit Fruchtkörpern.
Evernia prunastri Ach. — „
* *Anaptychia ciliaris* Kbr. — „
* *Usnea barbata* L. — „
Roccella fusiformis D. C. — „ mit Fruchtkörpern.
* *Cladonia rangiferina* Hoffm. — Podetien.

Ustilagineae:

* *Ustilago segetum* (Bull.) Ditmar. — Mycelium mit Brandsporen.
* *Graphiola Phoenicis* Moug. (No. 50) — „ „ „
* *Sphacelotheca Hydropiperis* (Schum.) De Bary (No. 68). — Brandsporen.

Tilletieae:

* *Tilletia Rauwenhoffii* F. v. W (No. 32). — Mycelium mit Brandsporen.
* *Urocystis Agropyri* (Preuss.) Schröt. (No. 37). — „ „ „
* *Entyloma Ranunculi* (Bori) Schröt. (No. 46). — „ „ „
* *Schroeteria Decaisneana* (Boud.) de Toni (No. 97). — „ „ „

Uredineae:

* *Uromyces Fabae* De Bary. — Mycelium mit Teleutosporen.
* *Aecidium Berberidis* Gmel. (*Puccinia graminis* Pers.) } Mycelium mit Aecidien.
* *Aecidium Urticae* Schum. [*Puccinia Caricis* (Schum.) Rebentisch.] } Mycelium mit Aecidien.
* *Puccinia Malvacearum* Mont. — Mycelium mit Teleutosporen.
Phragmidium Rubi (Pers.) Winter (* *Phragmidium bulbosum* Schl.). } Mycelium mit Teleutosporen.
Melampsora Helioscopiae (Pers.) Castagne (* *Melampsora Euphorbiae* Tul.) } Mycelium mit Uredo- und Teleutosporen.
* *Coleosporium Senecionis* (Pers.) Fr. — Mycelium mit Uredosporen.
* *Gymnosporangium Sabinae* (Dicks) Winter mit *Roestelia cancellata* Rebentisch. } Mycelium mit Fruchtkörpern, Aecidien.

Tremellini:

* *Exidia glandulosa* (Bull.) Fr. — Mycelium.

Dacryomycetes:

Dacryomyces stillatus Nees. — Mycelien mit Oidien.
Dacryomyces deliquescens (Bull.) Duby. — „ „ Basidien.

Hymenomycetes:

Corticium laeve Pers. — Mycelium.
Peniophora quercina Cooke. (* *Corticium quercinum* Pers.) } Mycelium.
* *Stereum hirsutum* (Wildenow) Fr. — Mycelium.
* *Thelephora palmata* (Scopoli) Fr. — „ und Sporen.
* *Clavaria formosa* Pers. — „

**Hydnum aurantiacum* A. S. — Mycelium.
Sistotrema membranaceum Oudemans. — „
**Irpex fuscoviolaceus* (Schrader) Fr. — „
**Daedalia quercina* (L.) Pers. — „
**Polyporus officinalis* (Vill.) Fr. — „
**Cantharellus cibarius* Fr. — „
**Panus stypticus* (Bull.) Fr. — „
**Marasmius rotula* (Scopoli) Fr. — „
**Agaricus campestris* L. — „ und Sporen.
**Armillaria mellea* Vahl. mit *Rhizomorpha*. — Mycelium.

Gasteromycetes:

**Scleroderma verrucosum* (Bull.) Pers. — Peridium, Capillitium und Sporen.
Lycoperdon caelatum (Bull.) — „ „ „ „
**Geaster fornicatus* (Hudson) Fr. — „ „ „ „
**Crucibulum vulgare* Tul. — Peridium, Peridiolen, Nabelstrang, Capillitium, Sporen und Haare.
**Cyathus striatus* (Hudson) Hoffm. — Peridium, Peridiolen, Nabelstrang, Capillitium und Sporen.

Hyphomycetes:

Torula culmicala Corda. — Sporen.
Sterigmatocystis nigra van Tieghem. — Hyphen mit Sporen.
**Acrostalagmus cinnabarinus* Corda. — „ „ „
Trichothecium roseum (Pers.) Lk. — „ „ „

Sämmtliche *Fungi*, deren Namen mit einem Sternchen versehen sind, erhielt ich von Herrn Prof. Dr. J. W. Moll, aus den Herbaria der Groninger Universität. Die Namen, worunter sie darin vorliegen, sind oben theilweise als Synonyme erwähnt. Die meisten sind aus dem Herbarium des Herrn Prof. Dr. C. A. J. A. Oudemans, „*Fungi Neerlandici exsiccati*“, wovon sich ein Exemplar im Hortus botanicus der Groninger Universität befindet. Ein kleinerer Theil ist einem von Herrn Prof. Dr. Moll gesammelten Herbarium entlehnt. Die Ustilagineen sind mit Ausnahme des *Ustilago segetum* aus dem Herbarium von Sydow, *Ustilagineae* 1894 und 1895; die Nummern, worunter die Exemplare darin vorkommen, sind oben erwähnt. Von den Lichenen sind fünf einem von Herrn Prof. Dr. Oudemans zusammengebrachten, zu den Sammlungen der Groninger Universität gehörenden Herbarium entlehnt, während Herr Prof. Dr. N. W. P. Rauwenhoff mir einige Lichenen zugehen liess aus dem Herbarium des Botanischen Laboratoriums in Utrecht. Von den *Fungi*, welche ich zog oder in der Natur vorfand, hat Herr Prof. Dr. C. A. J. A. Oudemans mehrere für mich bestimmt. Die

Bakterien erhielt ich auch durch Vermittlung des Herrn Prof. Dr. Moll. Die Reinkulturen der fünf erstgenannten stammen aus dem Hygienischen Institut des Herrn Prof. Dr. G. van Overbeek de Meyer in Utrecht. Die Reinkulturen von *Bacillus pulcher*, worüber ich zu verfügen hatte, waren von Herrn Prof. Dr. M. W. Beyerinck zu Delft. Dieser Gelehrte theilte am 11. März 1896 über besagte Bakterie schriftlich mit, dass der ihr gegebene Name noch nicht veröffentlicht sei, dass es vielleicht die allgemeinste Erdbakterie wäre, dass sie keine Gährung verursache und Gelatine kräftig verflüssige.

III. Resultate.

Bei den meisten von mir untersuchten *Fungi* habe ich in der Wand Chitin gefunden, bei einer geringen Anzahl Cellulose, auch kommt es vor, dass beide fehlen, aber in keinem einzigen Falle habe ich feststellen können, dass beide nebeneinander vorkommen; wohl werden sie von anderen Stoffen begleitet, deren chemische Natur im Allgemeinen noch wenig bekannt ist.

A. Ueber das Vorkommen von Cellulose.

Die *Fungi*, bei denen es mir gelang mit Gewissheit Cellulose nachzuweisen, gehören zu den Myxomyceten, Peronosporeen und Saprolegneen; in keinem einzigen anderen Falle konnte ich mit genügender Gewissheit die Anwesenheit von Cellulose in der Wand feststellen.

Von den Myxomyceten untersuchte ich drei Species, *Fuligo septica*, *Didymium squamulosum* und *Plasmodiophora Brassicae*. Nur bei *Didymium* fand ich Cellulose. Bei diesem Myxomycet haben die Sporen und die häutigen Theile eine schwärzlich braune Farbe; mit Jodjodkaliumlösung und 76proc. Schwefelsäure und mit Chlorzinkjod konnte ich keine blaue Färbung constatiren. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. hatten die Sporen (Fig. 1, Taf. XVII) und Häute noch die schwärzliche Farbe. Mit sehr verdünnter Chromsäure versuchte ich dann diese Farbe zu entfernen, was mir gelang. Nachdem ich mit destillirtem Wasser ausgewaschen hatte, untersuchte ich wieder mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure und mit Chlorzinkjod. Mit beiden Reactiven bemerkte ich bei den Wänden der Sporen eine schöne, rein blaue

Färbung (Fig. 2, Taf. XVII), indem auch die häutigen Theile in geringem Maasse eine blaue Farbe annahmen. Auch bekam ich mit besagten Reagentien eine blaue Färbung bei Präparaten, welche bis auf 160° C. mit concentrirter Kalilauge erwärmt und darauf einer Behandlung mit sehr verdünnter Chromsäure unterworfen waren zur Entfernung der schwarzen Farbe. Um noch mehr Gewissheit über die Anwesenheit von Cellulose zu bekommen, untersuchte ich, ob der Stoff, der blau gefärbt wurde, löslich wäre in Kupferoxydammoniak und versuchte nach Gilson's Methode, Sphärokrystalle aus Cellulose zu bekommen. Nach mehreren Versuchen gelang es mir, die Löslichkeit nachzuweisen und auch Sphärokrystalle abzusondern. Maceration in Kupferoxydammoniak, ohne irgend welche vorhergehende Behandlung, führt nicht zum gewünschten Ziele. Dabei bekommt man jedoch keine Sphärokrystalle und auch die Cellulose wird nicht vollkommen aus der Wand entfernt. Erwärmen wir die Sporen zuvor in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C., so ergiebt es sich, dass die Cellulose vollkommen in Kupferoxydammoniak sich löst, aber Sphärokrystalle bekommen wir ebensowenig. Solches gelang mir nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C.; ebenso wie bei den obbesagten Experimenten liess ich in Kupferoxydammoniak 2 Tage maceriren, behandelte die schwärzliche Wand mit verdünnter Chromsäure und untersuchte schliesslich mit Jodjodkaliumlösung und 76proc. Schwefelsäure. Dabei ergab es sich, dass die Sporenhäute in verdünnter Chromsäure vollkommen sich lösten und zahlreiche kleine farblose Sphärokrystalle umschlossen hatten, welche sich nach Hinzufügung von Jod und Schwefelsäure als kleine blaugefärbte Klümpchen (Fig. 3, Taf. XVII) zeigten. Ewärmung in Glycerin hatte also in jeder Hinsicht den gewünschten Erfolg erzielt. Die Wand hatte sich genug geändert, um ihre Cellulose dem Lösungsmittel abzutreten, aber nicht dermassen, dass die gelöste Cellulose leicht passiren konnte; überdies war der Zellinhalt fast ganz entfernt. Auf Grund der von mir gemachten Experimente nehme ich an, dass bei *Didymium squamulosum* Cellulose in ziemlich grosser Quantität in der Sporenhaut anwesend ist. Die Blaufärbung mit Chlorzinkjod und Jod und Schwefelsäure, die Resistenz bei Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C., die Löslichkeit in Kupferoxydammoniak und die Absonderung von Sphärokrystallen beweisen ihre Identität.

Bei *Fuligo septica* untersuchte ich die Sporenhäute und häutigen Theile mit den nämlichen Reagentien und ebenso wie bei *Didymium*,

allein Cellulose fand ich nicht. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. lösten die schwärzlichen Wände der Sporen sich leicht in verdünnter Chromsäure, ohne dass sie dabei einen Celluloserest zurückliessen. Ebenso wenig gelang es mir, bei den kleinen Sporen von *Plasmodiophora Brassicae* die Anwesenheit von Cellulose zu bestimmen.

Bei den Peronosporeen hatte ich bei der Auffindung von Cellulose keine besonderen Schwierigkeiten. Bei *Plasmopara densa*, wovon ich die Conidienträger (Sporangienträger) untersuchte, bekam ich mit Jodjodkaliumlösung und 76proc. Schwefelsäure und mit Chlorzinkjod sofort eine starke blaue Färbung, sowohl bei den Wänden der Conidienträger, wie bei denen der Conidien. Eine solche Färbung sah ich auch, wenn ich mit genannten Reagentien bei *Peronospora Lamii* A. Braun, *Peronospora Alsinearum* Casp. und *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary die Conidienträger untersuchte. Hierzu muss ich jedoch bemerken, dass die Farbe bei *Peronospora* nicht vollkommen rein blau war, aber einigermassen violett und dass bei Behandlung mit Jodjodkaliumlösung auch schon eine geringe Violettfärbung wahrzunehmen war. Es scheint also, dass neben Cellulose bei den *Peronospora* ein Stoff in der Wand anwesend ist, der mit Jod eine Violettfärbung annimmt. Von der Anwesenheit von Cellulose habe ich mich bei *Plasmopara densa* näher überzeugt. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. hatten sich die Conidienträger und Conidien, was ihre Form anbetrifft, nicht merkbar geändert. Die Untersuchung mit Reagentien und Farbstoffen erwies jedoch, dass ein Stoff und vielleicht mehrere aus der Wand entfernt waren und dass die Cellulose in fast reinem Zustande zurückgeblieben war. Die Wände der Conidienträger und Conidien lösten sich denn auch leicht in Kupferoxydammoniak; mit Jod und Schwefelsäure und mit Chlorzinkjod wurden sie darauf rein blau gefärbt, indem sie mit Congoroth, ebenso wie vor der Erwärmung in Glycerin, eine rothe Farbe annahmen.

Dann versuchte ich die Absonderung von Sphärokrystallen nach Gilson's Methode. Sowohl bei den Conidienträgern wie bei den Conidien gelang dieselbe, trotzdem nur ein Theil der Cellulose vom Kupferoxydammoniak, das zwei Tage lang eingewirkt hatte, gelöst war. Indem die Sphärokrystalle (Fig. 6a) mit Jod und Schwefelsäure dunkelblau gefärbt wurden, [illegible]e der Conidienträger auch noch eine deutliche [illegible]

war bei denen der Conidien noch eine geringe Blaufärbung wahrzunehmen.

Auf Grund des oben erwähnten nehme ich an, dass bei *Plasmopara densa* eine ziemlich grosse Quantität Cellulose in den Wänden der Conidienträger und Conidien vorkommt.

Von *Cystopus Portulacae* untersuchte ich das Mycelium mit den Conidienträgern. Bei diesem *Fungus* enthalten die Wände verhältnissmässig noch mehr Cellulose als bei dem vorhergehenden. In Kupferoxydammoniak sehen wir dieselben sich sofort lösen; nur die dünne Cuticula, welche die Sporangien und Spitzen der Conidienträger bedeckt, leistet Widerstand. Mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure und mit Chlorzinkjod bekommen wir bei den Hyphen und Conidien eine rein blaue Färbung. Nur die dünne Cuticula wird gelb gefärbt. Mit Congoroth werden die Wände der Hyphen und Conidien roth gefärbt. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. haben sich dieselben nicht merkbar geändert; nur die Cuticula ist dünner geworden; gegen Reagentien auf Cellulose verhalten sie sich ebenso, wie vor der Erwärmung. Eine Absonderung von Sphärokrystallen nach Gilson's Methode gelingt bei den Hyphen nicht; wohl aber fand ich in den Conidien kleine Sphärokrystalle, welche mit Jod und Schwefelsäure eine Cellulosereaction hervorriefen. Dass die Absonderung bei den Conidien gelingt, verdankt man der Widerstandsfähigkeit der dünnen Cuticula. Obiges beweist, dass bei *Cystopus Portulacae* die Wand hauptsächlich aus Cellulose besteht.

Von den Saprolegneen untersuchte ich *Saprolegnia dioica*. Bei diesem *Fungus* ist es nicht beschwerlich, in der Wand Cellulose nachzuweisen. Mit Jodjodkaliumlösung und 76proc. Schwefelsäure und mit Chlorzinkjod untersuchte ich die Wände der Hyphen, der Sporangien und Sporen und immer war es mir möglich, eine deutliche Cellulosereaction wahrzunehmen. Mit Congoroth bekam ich eine rothe Färbung. Durch Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. kam ich zur Ueberzeugung, dass die Wand nicht so viel Cellulose enthält wie die der beiden erwähnten Peronosporeen. Dieselbe war nämlich bedeutend dünner geworden. Das Skelett, dass sie zurückgelassen hatte, verhielt sich gegen verschiedene Reagentien als reine Cellulose und war u. a. sehr leicht löslich in Kupferoxydammoniak. Wenn wir den *Fungus* in Kupferoxydammoniak maceriren, so wird die Cellulose vollkommen der Zellwand entzogen. Ersetzen wir darauf das Lösungsmittel durch Ammoniak, so sondert die Cellulose sich nach und nach in der Form von kleinen Sphäro-

krystallen ab. Nach Behandlung mit Jod und Schwefelsäure konnte ich bisweilen eine Anzahl von diesen Sphärokrystallen in den dicken Sporangienträgern wahrnehmen. Sie waren blau gefärbt, indem die Wand vollkommen farblos geblieben war.

Jetzt da ich oben in Einzelheiten die Fälle besprochen habe, wobei ich mit Gewissheit Cellulose in der Wand nachweisen konnte, werde ich die Fälle behandeln, wobei ich solches vergebens versuchte. Viele dieser Fälle verdienen in Verbindung mit der Untersuchung nach Cellulose keine besondere Erwähnung, andere dagegen wohl, einerseits weil dieselben mit grossen Schwierigkeiten verbunden waren, andererseits, weil die Untersuchung zu bedeutenden Ergebnissen führte. Bevor ich jedoch zu deren Behandlung schreite, bemerke ich, dass die Untersuchung nach Cellulose bei den höheren *Fungi* kein einziges positives Resultat lieferte und dass solches der Grund war, dass ich in einer Anzahl Fälle die Erwärmung in Glycerin unterliess und mich zu Methoden beschränkte, deren Anwendung wenig Zeit beanspruchte. Sämmtliche in obenstehender Liste genannten *Fungi* untersuchte ich mit Reagentien auf Cellulose, ohne dass ich dieselben vorher auf irgend eine Weise behandelt hatte, ausgenommen die Behandlung mit einfachen Lösungsmitteln, wie Alkohol und Aether. Ebenso wurden sie alle auf Cellulose untersucht, nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C., indem die Untersuchung in 48 Fällen auf Cellulose stattfand, nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. Die Anwendung der zweiten Methode war mir sehr leicht, weil für die Untersuchung auf Chitin doch auch Erwärmung in Kalilauge gefordert wurde.

Mit Ausnahme der oben erwähnten Fälle habe ich in keinem einzigen Falle mit Gewissheit Cellulose entdecken können. Bei *Rhytisma salicinum* halte ich die Anwesenheit einer geringen Quantität Cellulose für möglich. Bei diesem *Fungus* wurden die Wände mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure und mit Chlorzinkjod sehr schwach blau gefärbt; nach vorhergegangener Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. oder in Glycerin bis auf 300° C. war die Blaufärbung deutlicher sichtbar. Die Löslichkeit in Kupferoxydammoniak konnte ich nicht nachweisen und die Absonderung von Sphärokrystallen habe ich nicht versucht, weil dazu die Quantität Cellulose, angenommen, dass dieser Stoff anwesend sei, zu gering war.

Beim Sclerotium von *Botrytis cinerea* (*Sclerotium durum*) . r ich mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure und mit Chlo

jod eine blaue Färbung wahr. Die Hyphen selbst wurden nicht gefärbt, aber dazwischen befand sich eine Substanz, die ziemlich stark gefärbt wurde. Bei der Betrachtung glaubte ich, es sei eine Art Intercellularsubstanz. Eine nähere Untersuchung erwies jedoch, dass hier eine innige Verwachsung der Wucherpflanze mit den Zellen des von derselben angegriffenen Gewebes stattgefunden hatte. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. und Hinzufügung von Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod waren die blaugefärbten Zellen und die Hyphen deutlich zu unterscheiden. Es ergab sich, dass die Wände der erstgenannten derartig von den Hyphen durchbohrt waren, dass wir ihre wahre Natur kaum wiedererkannt hätten.

Bei *Geaster fornicatus* nahm ich mit Jodjodkaliumlösuug und Schwefelsäure und mit Jodjodkaliumlösung und Chlorzinklösung bisweilen eine starke Färbung bei den Hyphen wahr; das galt besonders für die des äussersten Peridiums, aber auch für die des inneren Peridiums und des Capillitiums. Ich bemerkte, dass die Reaction besser mit concentrirter Schwefelsäure (95 %) gelang, als wenn dieselbe einigermassen verdünnt war (76 %), weshalb ich annahm, dass bei *Geaster fornicatus* nicht Cellulose in der Wand vorkomme, aber ein Stoff, der weniger oder mehr ähnliche Reactionen zeigte. Bei einer näheren Beobachtung ergab es sich, dass diese meine Meinung richtig war. Die Hyphen des äussersten Peridiums, wobei die Reaction sich am deutlichsten zeigte, erwärmte ich in Glycerin. Dabei ergab es sich, dass eine Erwärmung bis zu 250° C. genügte, um zu beweisen, dass Cellulose in der Wand nicht vorkomme; nach diesem Verfahren war dieselbe bedeutend dünner geworden und wurde mit Jod und Schwefelsäure oder mit Jod und Chlorzink durchaus keine Blaufärbung mehr wahrgenommen. Ich schlage vor, den bei *Geaster* entdeckten Zellstoff Geasterin zu nennen.

Nach L. Mangin[1]) kommt bei *Usnea barbata* Cellulose vor. Ich fand keine Cellulose, wohl aber einen Stoff, der durch Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure mittelmässiger Stärke violett gefärbt wurde. Ich schlage vor, diesen Stoff Usneïn zu nennen. Derselbe kommt besonders im axilen Strange vor. Zwischen den Hyphen des axilen Stranges befindet sich in bedeutender Quantität eine Art Intercellularsubstanz. Dieselbe wird durch Jod und Schwefelsäure in noch stärkerem Maasse gefärbt als die Hyphen. Mit

1) Observ. sur la const. de la membr. chez les champ. l. c.

günstigem Erfolge benutzte ich eine Mischung von gleichen Theilen concentrirter Schwefelsäure (95%) und Wasser. Anfangs war die Farbe rothviolett, nachher blauviolett. Hinzufügung von stärkerer Schwefelsäure (76%), geeignet, um in Vereinigung mit Jod die Cellulose blau zu färben, machte die violette Farbe verschwinden, indem die Intercellularsubstanz sich löste. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. hatte das Gewebe nur geringe Ueberreste zurückgelassen und war das Usneïn nicht mehr nachzuweisen.

Cetraria islandica und *Cladonia rangiferina* erwähne ich hier, weil die Abwesenheit von Cellulose bei keinen anderen *Fungi* mit so grosser Gewissheit nachgewiesen werden kann, wenn wir die Erwärmung in Glycerin anwenden. Es ist bemerkenswerth, dass ich eben auch bei *Cladonia* zu diesem Resultate kam, weil C. Richter[1]) auch bei diesem Geschlecht die Anwesenheit von Cellulose in der Zellwand glaubt erwiesen zu haben. Wenn wir die Erwärmung in Glycerin in Anwendung bringen, so kann bei den beiden genannten Flechten von einer Verwechselung der Cellulose mit einem anderen Stoffe nicht die Rede sein, trotzdem die Wände bei *Cetraria* verhältnissmässig viel Lichenin enthalten, also einen Stoff, der durch Jod blau gefärbt wird. Ebensowenig haben wir ein Maskiren der Cellulosereaction, worüber viel geschrieben ist, zu fürchten. Setzen wir Schnitte von erstgenannter Flechte unter Erhöhung der Temperatur dem zersetzenden und lösenden Einfluss von Glycerin aus, so bemerken wir, dass nach der Erwärmung bis auf 250° C. die Hyphen durch Jod nicht mehr blau gefärbt werden und dass nach der Erwärmung bis auf 300° C. eine vollkommene Lösung der Hyphen stattgefunden hat. Nach der Erwärmung bis auf 250° C. untersuchte ich die Hyphen mit Jod und Schwefelsäure und mit Chlorzinkjod, aber eine Blaufärbung bekam ich nicht. Die Reste der Schnitte, welche nach der Erwärmung bis auf 300° C. zurückgeblieben waren, wurden auch mit genannten Reagentien untersucht. Es ergab sich dabei, dass dieselben aus Resten des Zellinhalts und der Algen bestanden, deren Wände eine schöne Cellulosereaction zeigten (Fig. 20, Taf. XVII). Die letztgenannten hatten unter dem Einfluss der lösenden Wirkung eine ähnliche Veränderung erfahren wie so viele anderen cellulosehaltigen Zellwände. Konnte die Cellulose vor der Erwärmung mit Kupferoxydammoniak nach und nach aus der Wand gelöst werden, so konnte ich nach der Erwärmung unter dem Mikroskop sofort

1) l. c., p. 504.

eine vollständige Lösung wahrnehmen. Die Wände der Algen und die der Hyphen bildeten einen merkwürdigen Contrast. Lassen die erstgenannten bei Erwärmung in Glycerin ein Skelett zurück, so lösen sich die letztgenannten vollständig, Beweis für die Abwesenheit der Cellulose.

Bei *Cladonia rangiferina* kam ich zu einem Resultat, das hauptsächlich mit dem bei *Cetraria islandica* bekommenen übereinstimmte. Die Wände der Hyphen lösten sich vollständig, indem die der Algen einen Ueberrest zurückliessen. Diese beiden Fälle sind vereinzelte Ausnahmen, weil man als Regel annehmen kann, dass bei Erwärmung in Glycerin von den Wänden der *Fungi* weniger oder mehr bedeutende Reste zurückbleiben.

Die Bakterien und *Saccharomyces Cerevisiae* will ich hier eben erwähnen, weil es die kleinsten *Fungi* waren, welche ich untersuchte. Mit Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure und mit Chlorzinkjod bekam ich keine Blaufärbung, auch nicht nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. oder bis auf 160° C. in concentrirter Kalilauge. Es ergab sich, dass die Wände der Bakterien und von *Saccharomyces* es gegen die Erwärmung in Glycerin nicht aushalten konnten, die der Bakterien auch nicht gegen Erwärmung in Kalilauge. Auf Grund der obenerwähnten Resultate nehme ich an, dass bei den von mir untersuchten Bakterien und *Saccharomyces Cerevisiae* keine Cellulose in der Wand anwesend ist.

Wenn wir nachsehen, welche Resultate die Untersuchung nach Cellulose im Allgemeinen geliefert hat, so ist als das bedeutendste Resultat gewiss wohl dieses zu betrachten, dass dieser Zellstoff bei den höheren *Fungi* und bei den Zygomyceten nicht anwesend ist, wenigstens in keinem einzigen Falle mit Gewissheit nachzuweisen war. Ein bedeutender Zellwandbestandtheil ist jedoch die Cellulose für einige Phycomyceten, für die Peronosporeen und Saprolegnieen. Auch ist es bemerkenswerth, dass bei der Untersuchung von Myxomyceten in einem Falle Cellulose gefunden wurde.

Wenn ich meine bei der Untersuchung nach Cellulose erzielten Resultate mit denen von anderen Untersuchern vergleiche, so bemerkt man sofort, dass ich in vielen Fällen keine Cellulose nachweisen konnte, wo ihre Anwesenheit von Anderen, besonders von Richter und Dreyfuss, entschieden angenommen wurde. Es versteht sich, dass ich mir selbst die Frage vorlegte, wie es möglich sei, dass die Untersuchung nach Cellulose zu so verschiedenen Resultaten führen könnte. Hierzu bemerke ich, dass Richter und Dreyfuss

sich bei ihren Untersuchungen der Kalilauge bedient haben. Dreyfuss erhitzte mit concentrirter Kalilauge bis auf 180° C., wodurch, wie ich schon früher erwähnt habe, Chitin in Mycosin umgewandelt wird, welcher Stoff mit Chlorzinkjod und mit Jod und Schwefelsäure, sowohl mit stark verdünnter Schwefelsäure wie mit Schwefelsäure mittelmässiger Stärke, Reactionen erzeugt, welche weniger oder mehr mit Cellulosereactionen übereinstimmen. Weil Chitin sehr häufig bei den *Fungi* vorkommt, wie sich aus folgendem Abschnitt nachweisen lässt, so bin ich, was Dreyfuss anbetrifft, geneigt anzunehmen, dass er in einigen Fällen Mycosinreactionen für Cellulosereactionen gehalten hat.

Richter liess verdünnte Kalilauge (von 7 zu 8 $^0/_0$) mehrere Wochen bei der gewöhnlichen Temperatur einwirken und dann bisweilen auch noch bei Kochtemperatur. Daher legte ich mir die Frage vor, ob das Chitin auch durch dauerhafte Einwirkung von verdünnter Kalilauge bei gewöhnlicher Temperatur in Mycosin umgewandelt werden könnte. Ich kam zum Resultate, dass solches wirklich der Fall war, aber dass die Umwandlung sehr langsam stattfindet. Nachdem ich verdünnte Kalilauge (von $7^1/_2$ $^0/_0$) mehrere Monate auf chitinhaltige Zellwände hatte einwirken lassen, bekam ich sowohl mit Jod und verdünnter Schwefelsäure wie mit Chlorzinkjod Mycosinreactionen, welche sich anfangs schwach, aber nachher, nachdem ich die Kalilauge noch länger hatte einwirken lassen, deutlich zeigten. Bei den von Richter vorgenommenen Experimenten hat auch ohne Zweifel Mycosinbildung stattgefunden und dadurch wurde auch er vielleicht auf Irrwege geführt.

L. Mangin[1]) hat auch in einigen Fällen Cellulose gefunden, wo es mir nicht möglich war, deren Anwesenheit festzustellen, z. B. bei Mucorineen, Uredineen und Ustilagineen, sowie auch bei *Usnea barbata*. Was *Usnea barbata* anbetrifft, oben habe ich schon darauf hingewiesen, dass bei genannter Pflanze die Cellulose mit einem anderen Stoffe verwechselt worden ist. Bei den übrigen obbesagten *Fungi* wurde mir bis jetzt noch nicht klar, wie Mangin auf die Anwesenheit von Cellulose schliessen konnte. Auch kann ich mir nicht denken, was er mit folgendem Satze meint: „La cellulose manque le plus souvent chez les champignons; quand elle existe, elle possède des charactères différents des propriétés habituelles:

1) Observ. sur la constit. de la membr. chez les champ. l. c.

insolubilité dans le réactif de Schweizer, inertie vis-à-vis des reactifs iodés." Den Beweis, dass eine solche Cellulose-Modification besteht, hat Mangin nicht geliefert. Meines Erachtens wäre anzunehmen, dass ein Stoff, der solche Eigenschaften besitzt, welche so sehr von denen der Cellulose abweichen, nicht Cellulose, sondern ein anderer Körper ist.

B. Ueber das Vorkommen von Chitin.

Bei Bakterien, Peronosporeen, Saprolegnieen und Saccharomyceten habe ich kein Chitin gefunden. Von den drei von mir untersuchten Myxomyceten konnte ich in einem Falle Chitin nachweisen. Bei den übrigen *Fungi* wurde es fast ohne Ausnahme gefunden.

Was die Bakterien anbetrifft, so bemerke ich, dass dieselben nach Erwärmnng in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. nicht mehr wiederzufinden waren und auch nicht mehr nach Erwärmung bis auf 300° C. in Glycerin, indem ich bei den Resten, welche ihre Kulturen im ersten Falle zurückgelassen hatten, keine Mycosinreaction hervorrufen konnte. Daher glaube ich nicht, dass in den Wänden Chitin vorkommt. *Saccharomyces Cerevisiae* lässt bei Erwärmung in Glycerin keinen Zellwandrest zurück, wohl bei Erwärmung in concentrirter Kalilauge, aber derselbe wird durch Jod und eine Spur Schwefelsäure nicht violett gefärbt, ist also kein Mycosin, woraus folgt, dass die ursprüngliche Wand kein Chitin enthält.

Bei den Peronosporeen und Saprolegnieen wurde auch auf oben erwähnte Weise nach Chitin gesucht, aber dieser Stoff kam nicht in der Zellwand vor. Dieselben bedürfen hier also keiner näherer Erwähnung, so dass ich zur Behandlung der *Fungi* mit chitinhaltigen Zellwänden schreiten kann. Sämmtliche von mir angestellten Versuche werde ich hierbei nicht erwähnen. Schon früher habe ich genau beschrieben, wie das Chitin mikrochemisch von mir nachgewiesen wurde und welche Control-Versuche ich zu machen pflege. Unten werden nur solche Experimente einer Besprechung unterworfen werden, bei denen ich nennenswerthe Resultate erzielte.

Bei *Plasmodiophora Brassicae* sind die Wände der kleinen Sporen chitinhaltig. Nach Erwärmung mit concentrirter Kalilauge

bis auf 160° C. und Behandlung mit Alkohol und Wasser war der Inhalt der Sporen ganz oder grösstentheils entfernt und konnte die Wand mit Jodjodkaliumlösung und einer Spur Schwefelsäure schön violett gefärbt werden (Fig. 4, Taf. XVII). Hinzufügung von 76proc. Schwefelsäure machte die violette Farbe verschwinden (Fig. 5, Taf. XVII). In sehr verdünnter Salzsäure löste sich die mycosinhaltige Wand nicht völlig, woraus sich nachweisen lässt, dass die nicht geänderte Wand ausser Chitin auch noch einen anderen Stoff enthält. Die Löslichkeit des erhaltenen Mycosins ist auf folgende Weise am leichtesten nachzuweisen. Die chitinhaltige Wand wird durch Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. gereinigt; darauf wird das Chitin in Mycosin umgewandelt; es ergiebt sich dann, dass die Wände der Sporen in sehr verdünnter Salzsäure sofort sich lösen.

Bei *Synchytrium Taraxaci* fand ich die sogenannten Blasen von einer dicken Wand begrenzt und den inneren Raum von dünnen Wänden in einige Untertheile getheilt. Die dünnen Wände enthalten Chitin; wenn dieser Stoff in Mycosin umgewandelt worden ist, so können dieselben durch Jod und eine Spur Schwefelsäure violett gefärbt werden, wohl nicht gerade stark, aber doch deutlich.

Empusa Muscae ist sehr chitinhaltig. Nachdem ich das Chitin in Mycosin umgewandelt hatte, wurden die Hyphen, Conidienträger und Conidien mit Jod und einer Spur Schwefelsäure dunkelviolett gefärbt und es erwies sich, dass dieselben in sehr verdünnter Salzsäure (2 1/2 %) löslich waren.

Von den Mucorineen untersuchte ich drei: *Mucor Mucedo*, *Chlamydomucor racemosus* und *Pilobolus crystallinus*. Bei allen dreien ergab es sich, dass die Zellwände viel Chitin enthielten. Nachdem ich das Chitin in Mycosin umgewandelt hatte, bekam ich bei *Mucor Mucedo* mit Jod und einer Spur Schwefelsäure eine dunkelviolette Färbung und zwar bei allen Theilen, welche ich untersuchte, bei den Sporangienträgern, der Sporangiumwand, der Columella und den Sporen. In sehr verdünnter Salzsäure (2 1/2 %) erfolgt eine Lösung. Bei *Chlamydomucor racemosus* (Fig. 7 und 8, Taf. XVII) nahm ich gleichfalls eine schöne Violettfärbung war, bei den Hyphen, der Wand des Sporangiums, der Columella, den Sporen und den Chlamydosporen. Fügte ich statt Jod und Schwefelsäure sehr verdünnte Salzsäure (2 1/2 %) hinzu, dann lösten sich die Hyphen sofort, die Fortpflanzungsorgane nicht ganz, wodurch sich nachweisen lässt, dass dieselben ausser Chitin auch noch eine andere Substanz ent-

halten. Bei *Pilobolus crystallinus*, wovon ich die Sporangienträger untersuchte, nahm ich eine starke Violettfärbung wahr bei dem Stiel und dem kugelförmigen Theil der Träger, bei der Wand des Sporangiums und bei den Sporen. Mit Jodjodkaliumlösung und Chlorzink bekam ich eine schöne blaue Färbung. Sehr verdünnte Salzsäure wirkte sehr lösend; die Sporen und die Stiele der Träger sah ich sofort zerfliessen, indem die Wände der Sporangien und der kugelförmigen Theile der Träger geringe unlösliche Ueberreste zurückliessen.

Bei *Rhizopus nigricans* ist in der Zellwand viel Chitin anwesend. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. hatten die Sporangien ihre schwarze Farbe verloren. Mit Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnter Schwefelsäure nahm ich beim Mycelium, bei den Sporangienträgern, bei der Wand des Sporangiums und bei der Columella eine dunkelviolette Farbe wahr; auch die Sporen nahmen eine violette Farbe an. Mit Jod und Chlorzinklösung bekam ich eine schöne blaue Färbung. In sehr verdünnter Salzsäure lösten sich die kleinen Pflänzchen fast vollständig; nur die Wand des Sporangiums liess einen ziemlich grossen Ueberrest zurück.

Von den Erysipheï untersuchte ich *Sphaerotheca Castagnei* (Fig. 9, Taf. XVII), *Erysiphe communis* und *Phyllactinia suffulta*. Bei allen dreien waren die Ascusfrüchte mit ihren eigenthümlichen Anhängen zur Entwickelung gekommen; bei *Sphaerotheca* fand ich auch noch Conidienträger am Mycelium. Bei den Erysipheï ergab es sich, dass das Chitin in grosser Quantität anwesend war. Nachdem ich dasselbe in Mycosin umgewandelt hatte, bekam ich mit Jodjodkaliumlösung und einer Spur Schwefelsäure eine Violettfärbung bei der Wand der Ascusfrucht, bei den Appendiculae, den Hyphen des Myceliums, den Conidienträgern und bei den Conidien. Bei den Asci und Sporen konnte kein Chitin nachgewiesen werden; nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. konnte ich dieselben in den Ascusfrüchten nicht mehr wiederfinden. Die Wände derselben enthalten also gar kein Chitin oder sehr wenig. Bei den Conidienträgern und bei den Conidien von *Sphaerotheca* war die Violettfärbung schwach. Bei den Ascusfrüchten und bei den Appendiculae war die Farbe dunkelviolett. Bei beiden letztgenannten war die Reaction auf Mycosin mit Jodjodkaliumlösung und Chlorzink auch sehr deutlich; die Blaufärbung war bisweilen ziemlich stark. Sehr verdünnte Salzsäure wirkte sehr lösend. Die Appendiculae

sah ich immer sofort sich lösen. Bei der Wand der Ascusfrucht liessen die Zellwände geringe unlösliche Ueberreste zurück.

Bei *Aspergillus glaucus* (Fig. 10) und *Penicillium glaucum* (Fig. 12, Taf. XVII) bekam ich nach Umwandlung des Chitins in Mycosin mit Jod und einer Spur Schwefelsäure schöne violette Färbungen. Bei beiden konnte ich die Reaction bei allen Theilen wahrnehmen, bei den Hyphen, den Conidienträgern, den Sterigmata und den Conidien. Behandeln wir die mycosinhaltigen Zellwände mit sehr verdünnter Salzsäure, so sehen wir davon sofort die lösende Wirkung. Bei *Penicillium* lösen sich alle Wände, indem bei *Aspergillus* die geschwollenen Enden der Conidienträger, die Sterigmata und die reifen Sporen einen Ueberrest zurücklassen.

Bei *Aspergillus glaucus* war ich in der Lage, die Ascusform *Eurotium herbariorum* zu untersuchen. Bei der gelben Wand des kleinen Peritheciums gelang es mir nicht, Chitin nachzuweisen, ebensowenig als bei den Asci, wohl aber bei den Sporen (Fig. 11, Taf. XVII). Nach Umwandlung des Chitins in Mycosin finden wir in der Wand jeder Spore zwei biconvexe Plättchen, welche von Jod und verdünnter Schwefelsäure dunkelviolett gefärbt werden und auf denen sehr verdünnte Salzsäure $(2\frac{1}{2}\,\%)$ eine lösende Wirkung ausübt. Der äussere Theil der Wand wird nicht gefärbt und enthält ursprünglich also kein Chitin.

Von *Elaphomyces granulatus* untersuchte ich den harten Fruchtkörper mit den Sporen. Bei den Wänden der Hyphen gelang es mir, die Anwesenheit von Chitin zu constatiren, aber bei den dunkelgefärbten Wänden der Sporen gelang mir solches nicht. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. ergab es sich, dass die Wände der Hyphen ausser Mycosin auch noch eine andere Substanz enthalten, denn in sehr verdünnter Salzsäure erfolgte keine vollständige Lösung.

Bei sämmtlichen von mir untersuchten Pyrenomyceten, einen ausgenommen, *Phyllachora graminis*, konnte ich die Anwesenheit von Chitin in den Wänden der Hyphen nachweisen. Nachdem ich dasselbe in Mycosin umgewandelt hatte, konnte ich mit Jod und einer Spur Schwefelsäure gewöhnlich eine schöne Violettfärbung wahrnehmen, u. A. bei den Perithecien- und Conidienstromata von *Nectria cinnabarina*, beim Sclerotium von *Claviceps purpurea*, beim Mycelium ihrer Conidienform und ihrer Stromata und beim Perithecienstroma von *Epichloë typhina*. B[illegible] ko[illegible]in

Chitin nachweisen; bei den Sporen und Conidien gelang es gewöhnlich ebensowenig.

Bei der Untersuchung nach Chitin zeigte sich bei den Pyrenomyceten eine Schwierigkeit; nicht selten sind die Wände von dieser oder jener Substanz schwarz oder bräunlichschwarz gefärbt, wodurch man die Violettfärbung nicht wahrnehmen kann; durch Erwärmung in Kalilauge bis auf 160° C. oder in Glycerin bis auf 300° C. gelang es mir nicht, die dunkelfarbige Substanz aus der Zellwand zu entfernen; durch Behandlung mit verdünnter Chromsäure gelang mir solches in einigen Fällen mehr oder weniger; aber in anderen Fällen wurde auch hierdurch der störende Einfluss nicht beseitigt. Gewöhnlich ist diese Beschwerde von wenig Bedeutung, weil die braunschwarz gefärbten Hyphen nur am äusseren Rande der Perithecien, Stromata oder Sclerotia gefunden werden und genug ungefärbte zur Untersuchung nach Chitin geeignete Hyphen anwesend sind. Solches war jedoch nicht der Fall beim Stroma von *Phyllachora graminis*; hier waren sämmtliche Hyphen braunschwarz gefärbt und weil mehrere Versuche, um die schwarze Farbe zu entfernen, nicht gelangen, musste ich bei *Phyllachora* die Frage nach der Anwesenheit von Chitin unbeantwortet lassen.

Bei *Cladosporium fumago* bestand das Mycelium aus schwärzlichbraun gefärbten Hyphen mit übereinstimmenden Conidien. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. war von Violettfärbung mit Jod und sehr verdünnter Schwefelsäure wenig zu sehen; wenn ich jedoch während einiger Zeit sehr verdünnte Chromsäure auf die Zellwände einwirken liess, so trat die Mycosinreaction nach Hinzufügung von Jod und verdünnter Schwefelsäure, sowohl bei den Hyphen wie bei den Conidien, sehr deutlich herbei.

Bei der schwarzen Peritheciumwand von *Chaetomium* kam ich auch zum Resultate, dass bei der Untersuchung nach Chitin eine Maceration in verdünnter Chromsäure nicht fehlen darf, weil sonst die Mycosinreaction maskirt wird, indem die Verfärbung bei den schwäzlichen Anhängen des Peritheciums schöner ist, wenn Maceration in verdünnter Chromsäure angewendet worden ist.

Bei *Xylaria Hypoxylon* ist das Stroma grösstentheils von braunen Hyphen in der Form von Haaren bedeckt. Auch bei diesen Hyphen ist die Mycosinreaction sehr deutlich wahrnehmbar, wenn wir vorher die braune Farbe mit verdünnter Chromsäure entfernt haben.

Die Wände der Hyphen enthalten bei den Pyrenomyceten, die verschiedenen gefärbten Bestandtheile ausgenommen, nebst Chitin noch einen oder mehr andere Stoffe. In mehreren Fällen konnte ich nämlich bei den farblosen Wänden wahrnehmen, dass dieselben nach Umwandlung des Chitins in Mycosin nur theilweise in sehr verdünnter Salzsäure sich lösten, u. m. bei *Nectria*, *Claviceps* und *Epichloë*.

In sieben Fällen untersuchte ich die Asci mit den Sporen, bei *Nectria*, *Claviceps*, *Epichloë*, *Chaetomium*, *Leptosphaeria*, *Quaternaria* und *Phyllachora*. In keinem einzigen Falle konnte ich bei den Wänden der Asci Chitin nachweisen. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. war von den Asci durchaus nichts mehr mit Gewissheit nachzuweisen. Bei *Chaetomium*, *Leptosphaeria* und *Quaternaria* fand ich die Sporen noch wohl wieder. Bei *Chaetomium* ergab es sich, dass dieselben Chitin enthielten. Mit Jod und sehr verdünnter Schwefelsäure nahm ich eine Mycosinreaction wahr, welche sehr deutlich war, nach vorhergegangener Maceration in verdünnter Chromsäure. Bei den Sporen von *Leptosphaeria* und *Quaternaria* gelang es mir nicht eine Violettfärbung zu bekommen, eben auch nicht nach Entfärbung mittelst verdünnter Chromsäure. Bei *Leptosphaeria* bekam ich bei den Paraphysen eine schöne Mycosinreaction.

Ausser *Cladosporium fumago* untersuchte ich noch drei Conidienformen von *Pyrenomyceten*, von *Nectria* und *Claviceps* und *Cystispora leucosperma*. Wie ich schon oben darauf hingewiesen habe, gelang es mir nur bei den Conidien von *Cladosporium* die Mycosinreaction zu bekommen. Bei *Claviceps* wurden die Conidien nach der Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. durch Jod und sehr verdünnte Schwefelsäure nicht violett gefärbt; in den zwei übrigen Fällen konnte ich die Conidien nach der Erwärmung in Kalilauge nicht mehr finden und kam ich nicht zu einem bestimmten Resultate.

Bei *Hysterographium Fraxini* besteht die Wand des Apotheciums aus schwärzlich braunen Hyphen. Im Apothecium finden wir ein Hymenium, das aus Asci und Paraphysen zusammengesetzt ist. Erstgenannte enthalten acht grosse, schwärzlich braune, vielzellige Sporen. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. und Behandlung mit Alkohol und Wasser hatten die Hyphen noch eine schwärzliche Farbe; durch Maceration in verdünnter Chromsäure war dieselbe zu entfernen, wonach die Mycosinreaction konnte hervorgerufen werden. Vom Hymenium waren wenig bedeutende

Reste zurückgeblieben, zwischen denen sich die Sporen befanden. Die Ueberreste der Asci und Paraphysen wurden durch Jod und eine Spur Schwefelsäure sofort violett gefärbt. Bei den braunen Sporen wurde die Mycosinreaction maskirt; Behandlung mit verdünnter Chromsäure führte auch hier zum gewünschten Resultate. Der äussere Theil der Sporenhaut löste sich nach und nach, indem der innere Theil, der aus einer Anzahl Zellchen besteht, noch Widerstand leistete. Nachdem die Chromsäure weggewaschen worden war, wurde dieser letzte Theil durch Jod und eine Spur Schwefelsäure violett gefärbt (Fig. 17, Taf. XVII).

Bei sämmtlichen von mir untersuchten Discomyceten fand ich Chitin. Bei den Hyphen war dieser Stoff immer in grösserer oder kleinerer Quantität in der Wand anwesend. Ueberaus schön ist die Mycosinreaction bei *Botrytis*, *Humaria*, *Peziza*, *Morchella* und *Helvella*. Was diese Gruppe einigermassen von den Pyrenomyceten unterscheidet, ist, dass nicht nur die Hyphen, aber häufig auch die Asci und Sporen Chitin enthalten. Ebenso wie bei den Pyrenomyceten sind bei einigen Discomyceten die Wände der Hyphen an dem Umrisse der Sclerotien und Apothecien bräunlich schwarz gefärbt. Ausser der braunschwarzen Substanz, die wir in einigen Fällen finden, enthalten die Wände der Hyphen bei den Discomyceten nebst Chitin auch noch andere Stoffe. Daher lässt das Mycelium, nachdem das Chitin in Mycosin umgewandelt worden ist, bei Behandlung mit sehr verdünnter Salzsäure noch Zellwandreste zurück. *Humaria* macht hiervon eine Ausnahme; in sehr verdünnter Salzsäure zerfliessen die kleinen Pflänzchen vollständig. Oben habe ich schon erwähnt, dass bei *Rhytisma salicinum* in der Wand u. a. auch ein wenig von einem Stoffe gefunden wird, der durch Jod und Schwefelsäure (76 %) und durch Chlorzinkjod blau gefärbt wird.

Das Hymenium untersuchte ich bei *Bulgaria*, *Humaria*, *Peziza* (Fig. 13 und 14, Taf. XVII), *Morchella* (Fig. 15, Taf. XVII) und *Helvella*. In sämmtlichen Fällen kommen zwischen den Asci Paraphysen vor. Bei *Bulgaria* fand ich nach Umwandlung des Chitins in Mycosin vom Hymenium sonst nichts als die bräunlich gefärbten Sporen zurück, bei denen ich nach Maceration in verdünnter Chromsäure eine schwache Mycosinreaction bekam. Bei *Humaria*, *Peziza* (Fig. 14, Taf. XVII) und *Helvella* hatten die Asci und Paraphysen nach Behandlung mit Kalilauge, Alkohol und Wasser ihre Form gut behalten; durch Jod und sehr verdünnte Schwefelsäure

nahmen sie eine schöne violette Farbe an; die Sporen waren jedoch zersetzt und gelöst. Bei *Morchella* (Fig. 15, Taf. XVII) konnte ich, ausgenommen bei den Paraphysen und Asci, auch noch bei den Sporen die Mycosinreaction wahrnehmen. Bei beiden letztgenannten war die Violettfärbung schwach.

Was *Peziza badia* anbetrifft, so muss ich bemerken, dass nach einer Angabe in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora die ganzen Asci durch Jod blau gefärbt werden, indem nach der Kryptogamen-Flora von Schlesien nur bei dem Porus Blaufärbung stattfindet. Nach Nylander[1]) könnte die Jodreaction nach längerer Zeit nicht mehr hervorgerufen werden. Bei jenem Exemplar, worüber ich zu verfügen hatte, trat mit Jod keine Blaufärbung hervor.

Die Lichenes, welche um ihre Lebensweise schon in so hohem Maasse die Aufmerksamkeit verdienen, bieten, was die chemische Beschaffenheit der Zellwand anbetrifft, sehr wichtige Gesichtspunkte dar. Was die Anwesenheit von Chitin anbetrifft, so kann man alle denkbaren Fälle unterscheiden; bei *Peltigera* kommt viel Chitin in den Wänden der Hyphen vor; die meisten Lichenes enthalten wenig oder sehr wenig Chitin und bei *Cetraria* fehlt besagter Zellstoff ganz.

Bei *Peltigera* werden die Hyphen, nachdem das Chitin nach der angegebenen Weise in Mycosin umgewandelt worden ist, durch Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnte Schwefelsäure dunkelviolett gefärbt. Die Hyphen waren etwas dünner geworden, aber das ganze Mycelium war gut zusammenhängend geblieben. Sehr verdünnte Salzsäure wirkt sehr lösend, aber es folgt keine vollkommene Lösung; ausser Mycosin enthalten die Wände also auch noch eine andere Substanz.

Bei vielen Lichenes waren nach Erwärmung mit Kalilauge bis auf 160° C. und Behandlung mit Alkohol und Wasser vom Mycelium nur geringe Reste zurückgeblieben, wobei die einzelnen Hyphen, welche ausserordentlich dünn geworden waren, bisweilen kaum noch zu unterscheiden waren. Derartige Myceliumreste fand ich bei der Untersuchung von *Biatora*, *Lecanora*, *Sticta*, *Ramalina*, *Evernia* und *Usnea*. Mit Jod und sehr verdünnter Schwefelsäure bewirkten sie Mycosinreaction.

1) Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, I. Bd., 3. Abth., p. 1011.

Bei letztgenannter Flechte ist es nicht erwünscht, die Präparate nach Erwärmung mit Kalilauge und Behandlung mit Alkohol plötzlich in Wasser zu bringen, weil die Hyphen des axilen Stranges in diesem Falle ganz zerfliessen. Verdünnen wir den Alkohol nach und nach mit Wasser, so lassen die Hyphen des axilen Stranges einen dünnen vom inneren Theil der Wand herkommenden Ueberrest zurück. Bei besagtem Ueberrest kann nach der bekannten Weise die Mycosinreaction hervorgerufen werden. Bei *Usnea barbata* kommt nebst Chitin besonders im axilen Strange u. a. auch noch ein Zellstoff vor, der von Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure mittelmässiger Stärke auf nämliche Weise gefärbt wird wie Mycosin und den ich Usneïn genannt habe. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. ist das Usneïn in eine in Wasser lösliche Verbindung übergegangen, wodurch eine Verwechslung mit Mycosin ausgeschlossen wird. Bei Behandlung mit Alkohol erfolgt noch keine Lösung des neu gebildeten Stoffes, aber derselbe löst sich plötzlich, wenn wir darauf die Präparate in Wasser bringen, weshalb man den Alkohol nach und nach verdünnen muss, um zu verhindern, dass die Hyphen des axilen Stranges ganz zerfliessen.

Es blieben bei *Collema*, *Sphaerophorus*, *Pertusaria*, *Parmelia*, *Anaptychia* und *Roccella* grössere Ueberreste vom Mycelium zurück, als bei den sechs obbesagten Flechten; auch war dasselbe nicht so auseinander gegangen. In allen Fällen konnte ich wieder die Mycosinreaction wahrnehmen, aber dabei kam ich zu der Ueberzeugung, dass das Chitin auch hier als Zellwandbestandtheil bei Weitem nicht mehr so bedeutend war wie z. B. bei der *Peltigera*. Bei *Collema* befindet sich zwischen den Hyphen in grosser Quantität eine Art Intercellularsubstanz. Nach Umwandlung des Chitins in Mycosin werden die Hyphen durch Jod und sehr verdünnte Schwefelsäure violett gefärbt, indem die Intercellularsubstanz anfangs braun gefärbt wird, welche Farbe nach und nach in violett und schliesslich in blau übergeht, was als eine Folge der Anwesenseit von Lichenin zu betrachten ist. Die Intercellularsubstanz zeigte Neigung dazu, bei Hinzufügung von verdünnter Schwefelsäure zu zerfliessen; sollte dies geschehen, so bleiben die violett gefärbten Hyphen zurück. Bei *Sphaerophorus* und *Pertusaria* konnte ich nur bei einem Theil der Hyphen die Mycosinreaction wahrnehmen; bei *Sphaerophorus* (Fig. 22, Taf. XVII), *Parmelia* und *Anaptychia* bemerkte ich, dass dieselbe sich auf den inneren Theil der Wand

Was *Roccella* anbetrifft, so bemerke ich, dass es zunächst die äussere Schicht des Myceliums war, wobei ich die Mycosinreaction gut wahrnehmen konnte. Beim inneren und grössten Theile hatten die Hyphen nach Hinzufügung von Jodjodkaliumlösung meistens mehr oder weniger eine blaue Farbe angenommen, in Folge der Anwesenheit von Lichenin. Es ist bemerkenswerth, dass diese blaue Färbung nicht eintritt, wenn das Mycelium noch nicht mit Kalilauge behandelt worden ist.

Bei *Graphis scripta* gelang es mir, beim Mycelium eine Mycosinreaction zu erzielen, wenn der störende Einfluss der bräunlich schwarzen Farbe mit sehr verdünnter Chromsäure beseitigt wurde.

Bei *Cladonia* hatte das Mycelium nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. und Behandlung mit Alkohol und Wasser einen Ueberrest zurückgelassen, wobei die besonderen Hyphen kaum zu erkennen waren. Es gelang mir nicht, dieselben mit Jod und einer Spur Schwefelsäure violett zu färben. Bei *Cetraria* gelang es mir, das Mycelium ziemlich gut ganz zu erhalten. Weil die Hyphen dieser Flechte Lichenin enthalten, so bekam ich schon nach Hinzufügung von Jodjodkaliumlösung eine rein blaue Farbe. Ueber diese Blaufärbung bemerke ich, dass dieselbe bei allen Hyphen mehr oder weniger wahrgenommen wurde und schöner war als bei Präparaten, welche nicht mit Kalilauge behandelt waren. Wenn darauf sehr verdünnte Schwefelsäure hinzugefügt wurde, so war die violette Farbe der Mycosinreaction nicht sichtbar. Bei *Cetraria* konnte ich folglich ebensowenig Chitin nachweisen wie bei *Cladonia*.

Ebenso wie bei vielen anderen *Fungi* untersuchte ich bei den Lichenes, wie die Hyphen sich bei Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. verhielten. In einem vorigen Abschnitte habe ich schon erwähnt, dass sämmtliche chitinhaltigen Wände einen Ueberrest zurücklassen, der sich als Chitin oder ein chitinhaltiges Product verhält und bei Erwärmung in Kalilauge Mycosin liefert. Bei der Besprechung der verschiedenen *Fungi* bin ich hierauf nicht zurückgekommen, aber für die Lichenes will ich hiervon eine Ausnahme machen, weil dieser Untersuchungspunkt angesichts des verschiedenen Chitingehaltes mehr die Aufmerksamkeit verdient, als in anderen Fällen.

Bei *Peltigera* waren die Hyphen nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. zwar dünner geworden, aber sie hatten doch immer noch einen grossen Ueberrest zurückgelassen (Fig. 21, Taf. XVII), indem das Mycelium sich auch vollkommen ganz erhalten hatte.

Bei den Flechten, bei denen wenig Chitin vorkommt, waren die Hyphen meistens ausserordentlich dünn oder durchscheinbar geworden und in einigen Fällen waren vom Mycelium so kleine Stücklein zurückgeblieben, dass es kaum zu erkennen war. Bei *Cetraria* (Fig. 20, Taf. XVII) und *Cladonia*, wobei kein Chitin vorkommt, lösten die Hyphen vollständig.

Obiges beweist, dass die Ueberreste, welche die Wände der Hyphen bei Erwärmung in Glycerin zurücklassen, gewöhnlich grösser oder kleiner sind, je nachdem die Mycosinreaction mehr oder weniger stark ist, indem die Wände, falls sie keinen Ueberrest zurücklassen, auch kein Chitin enthalten. Es kommt mir folglich nicht unwahrscheinlich vor, dass der bei *Peltigera* zurückbleibende Ueberrest ganz aus Chitin besteht.

Die Algen der Flechten enthalten meistens eine cellulosehaltige Wand, welche nach Erwärmung in Glycerin durch Jod und Schwefelsäure (76 %) rein blau gefärbt wird (Fig. 20, Taf. XVII). Bei *Peltigera* dagegen fand ich Algen, deren Wände keine Cellulose enthielten und bei Erwärmung in Glycerin sich lösten. Diese Flechte bildet also mit *Cetraria* und *Cladonia* einen merkwürdigen Contrast. Im ersten Falle ist es die chitinhaltige Wand der Hyphen, welche Widerstand leistet, in den beiden letzten Fällen die cellulosehaltige Wand der Algen.

Bei 13 Flechten untersuchte ich das Hymenium, nl. bei *Sphaerophorus*, *Pertusaria*, *Graphis*, *Biatora*, *Lecanora*, *Peltigera* (Fig. 16, Taf. XVII), *Parmelia*, *Cetraria*, *Ramalina*, *Anaptychia*, *Usnea*, *Roccella* und *Cladonia*. Gewöhnlich enthalten die Wände der Asci viel Lichenin und werden dieselben in Folge dessen durch Jodjodkaliumlösung dunkelblau gefärbt; solches ist auch der Fall nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. (Fig. 16, Taf. XVII). Nur bei *Graphis* konnte ich gar keine Blaufärbung bekommen, und *Roccella* macht von der Regel insoweit eine Ausnahme, dass die Licheninreaction nur nach Erwärmung in Kalilauge wahrnehmbar ist. Dieselbe beschränkt sich im letzten Falle auf den inneren Theil der Ascuswand. Die Anwesenheit von Lichenin ist Ursache, dass es sehr beschwerlich ist zu untersuchen, ob die Wände auch noch Chitin enthalten. Für die meisten Fälle kommt es mir nicht wahrscheinlich vor, aber es ist gewiss, dass sogar bei *Peltigera*, welche am reichsten an Chitin ist, nur eine sehr geringe Quantität in den Wänden der Asci anwesend sein kann, denn dieselben lassen bei Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C., wo-

durch Lichenin aus der Wand entfernt wird, einen sehr dünnen Ueberrest zurück.

Bei *Graphis, Peltigera* (Fig. 16, Taf. XVII), *Anaptychia, Roccella*, und *Cladonia* konnte ich bei den Paraphysen nach Behandlung mit Kalilauge die Mycosinreaction wahrnehmen.

In einigen Fällen untersuchte ich auch die Sporen; in drei Fällen war es mir möglich, Chitin nachzuweisen, bei *Pertusaria, Anaptychia* und *Roccella*. Die grossen Sporen von *Pertusaria* enthalten eine sehr dicke Wand, welche aus einer grossen Anzahl Schichten besteht. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. kann man bei den inneren Schichten die Mycosinreaction hervorrufen. Bei den grossen zweizelligen Sporen von *Anaptychia* hat jede Hälfte sozusagen ihre eigene Wand, indem beide Hälften wieder von einer gemeinschaftlichen Wand umschlossen werden. Wenn man die Sporen in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. erwärmt und die braune Farbe durch Behandlung mit sehr verdünnter Chromsäure entfernt hat, so kann man mit Jod und sehr verdünnter Schwefelsäure bei den beiden inneren Wandtheilen die Mycosinreaction hervorrufen, indem der äussere Wandtheil keine Reaction zeigt. Bei den Sporen von *Roccella* ist die Mycosinreaction sehr schwach, am deutlichsten bei den Querwändchen.

Bei den Ustilagineen und Tilletieen untersuchte ich die Hyphen und die sogenannten Brandsporen. Die Wände der Hyphen enthalten Chitin. Bei den Brandsporen habe ich diesen Zellwandstoff nicht immer nachweisen können. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. konnte ich mit Jod und sehr verdünnter Schwefelsäure bei *Ustilago* und *Sphacelotheca* keine Mycosinreaction bei den Sporen wahrnehmen; bei *Graphiola* gelang es mir, eine schwache Violettfärbung zu bekommen, wenn die braune Farbe der Sporen zuvor durch sehr verdünnte Chromsäure entfernt worden war. Bei den Sporen der Tilletieen, bei *Tilletia* (Fig. 18 und 19, Taf. XVII), *Urocystis, Entyloma* und *Schroeteria* zeigte sich eine schöne Violettfärbung. Bei *Urocystis* und *Entyloma* ergab es sich, dass die mycosinhaltigen Wände löslich waren in sehr verdünnter Salzsäure. Am schönsten war die Reaction bei *Tilletia* (Fig. 19, Taf. XVII), wo bei den Wänden der Sporen drei Theile zu unterscheiden sind. Der innere Theil wird dunkelviolett gefärbt, der mittlere gelb, indem die netzförmige Verdickung, der dritte oder äussere Theil, farblos bleibt, oder, was sehr selten der Fall ist, eine sehr lichtviolette Farbe annimmt. Obgleich die Violettfärbung

beim inneren Wandtheil stark war, so wollte es mir anfangs doch nicht gelingen für das im besagten Theile anwesende Mycosin die Löslichkeit in sehr verdünnter Salzsäure nachzuweisen, allein als ich der Umwandlung des Chitins in Mycosin Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. vorhergehen liess, ergab es sich, dass der innere Wandtheil in sehr verdünnter Salzsäure leicht sich löste.

Bei den Uredineen kommt das Chitin bei den vegetativen Organen vor und auch häufig bei den Fortpflanzungsorganen; weshalb diese *Fungi* mit ihrer Verschiedenheit von Fortpflanzungsorganen zu den bedeutendsten Objecten gehören, die wir für die Untersuchung nach Chitin finden können. Ich untersuchte die Hyphen, die Sommer- oder Uredosporen und die Winter- oder Teleutosporen, die Aecidien und die Pykniden.

Bei den Hyphen bekam ich, nachdem das Chitin in Mycosin umgewandelt worden war, mit Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnter Schwefelsäure immer eine deutliche Violettfärbung (vergl. Fig. 23, Taf. XVIII). In mehreren Fällen ergab es sich, dass dieselben in sehr verdünnter Salzsäure löslich waren; trotz dieser Löslichkeit nehme ich an, dass sie nebst Mycosin noch eine andere Substanz enthalten, denn wenn man beim Reagiren auf Mycosin ziemlich viel Jod hinzugefügt hat, so bemerkt man statt einer violetten Farbe eine braune. Gewiss wird die Mycosinreaction durch die Anwesenheit von diesem oder jenem Stoffe, der von Jod braun gefärbt wird, maskirt. Durch Auswaschen mit Wasser verschwindet die braune Farbe, indem die violette deutlich herbeigeführt wird.

In sechs Fällen habe ich verschiedene Sommer- und Wintersporen untersucht. Bei *Uromyces Fabae* (Fig. 25, Taf. XVIII) untersuchte ich die einzähligen, bei *Puccinia Malvacearum* (Fig. 27, Taf. XVIII) die zweizähligen und bei *Phragmidium Rubi* die vierzähligen Teleutosporen; bei *Melampsora Helioscopiae* Uredosporen und einzählige Teleutosporen; bei *Coleosporium Senecionis* Uredosporen; bei *Gymnosporangium Sabinae* (Fig. 28 und 29, Taf. XVIII) Fruchtkörper mit zweizähligen Teleutosporen und einzähligen Sporen. In den meisten Fällen kommt in den Wänden der Sporen Chitin vor. Wenn die Quantität auch nicht bedeutend ist, so ist die Auffindung doch nicht mit unüberwindlichen Schwierigkeiten verbunden. Die braune Farbe, die in einigen Fällen die Sporen haben, ist nach Erwärmung in Kalilauge bis auf 160° C. und Behandlung mit Alkohol und Wasser verschwunden. Die Wände der Sporen werden dann durch Jodjodkaliumlösung braun gefärbt; in Folge dessen ist die Mycosinreaction

nach Hinzufügung von sehr verdünnter Schwefelsäure nicht sofort wahrnehmbar. Auswaschen mit Wasser genügt jedoch, um die braune Farbe zu eliminiren. In einigen Fällen zeigen die Wände der Sporen grosse Neigung, nach Hinzufügung von sehr verdünnter Schwefelsäure sich zu lösen oder zu zerfliessen; daher muss die Schwefelsäure möglichst viel verdünnt werden, was jedoch für die Auffindung von Mycosin gar keine Schwierigkeit bietet. Beachten wir die nöthige Vorsorge, so können wir bisweilen eine schöne Mycosinreaction wahrnehmen. In einigen Fällen wird man sehen, dass ein bestimmter Theil der Wand schön violett gefärbt wird, indem andere Theile farblos bleiben oder eine gelbe Farbe annehmen (Fig. 25 und 27, Taf. XVIII). Die Reaction ist gewöhnlich nicht stark, indem sie bei *Coleosporium* ganz ausbleibt. Ausser dem Mycosin ist gewöhnlich auch die übrige in der Wand anwesende Substanz leicht löslich in sehr verdünnter Salzsäure; daher sehen wir nach deren Hinzufügung die Sporen gewöhnlich sofort verschwinden.

Bei den Stielen der Sporen war es mir auch möglich, mehr oder weniger die Mycosinreaction wahrzunehmen (Fig. 25 und 27, Taf. XVIII), ausgenommen bei denen von *Gymnosporangium*. Bei *Gymnosporangium* sind die langen Stiele und die äusseren Wandtheile der Sporen geschwollen und miteinander verschmolzen. Bei diesen Theilen blieb die Mycosinreaction aus, indem die inneren Wandtheile der Sporen eine schwache Reaction zeigten (Fig. 29, Taf. XVIII). Erstgenannte Theile werden nach Behandlung mit Kalilauge bis auf 160° C. (Fig. 28, Taf. XVIII) mit Jod braun, aber nach Hinzufügung von sehr verdünnter Schwefelsäure und nach Auswaschen mit Wasser wurde eine violette Farbe nicht wahrgenommen, ausser einer schwachen Reaction bei einigen Stielen, besonders an den Enden. In verdünnter Schwefelsäure und in verdünnter Salzsäure findet nach und nach Lösung statt; nur die innere Sporenhaut leistet Widerstand.

Bei *Aecidium Urticae* (*Puccinia Caricis*) und *Roestelia cancellata* (*Gymnosporangium Sabinae*) untersuchte ich die Aecidien. Im ersten Falle sind die Aecidiensporen dünnwandig. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. bekam ich bei den jungen Sporen zwar eine schwache, aber doch deutliche Mycosinreaction; bei den reifen Sporen gelang mir solches jedoch nicht. Bei *Roestelia* haben die Sporen eine dicke, meist braun gefärbte Wand (Fig. 30, Taf. XVIII). Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf

160° C. war die Wand farblos geworden (Fig. 31, Taf. XVIII). An der inneren Seite kann man dann ringförmige Verdickungen wahrnehmen, welche besonders gut sichtbar sind, wenn die Sporen sich in Alkohol befinden (Fig. 32*r*, Taf. XVIII). Die Verdickungen von oben gesehen erinnern dann einigermassen an gehöfte Tüpfel. Bringen wir die Sporen wieder in Wasser und fügen wir Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnte Schwefelsäure hinzu, so nehmen wir beim äusseren und beim inneren Theile der Wand die Mycosinreaction wahr, indem der mittlere Theil nach Hinzufügung der Schwefelsäure unter starker Aufschwellung sich löst, den inneren Theil, der die ringförmigen Verdickungen trägt, zusammendrückend, den äusseren Theil bisweilen zerreissend (Fig. 33, Taf. XVIII). Der äussere Theil der Wand (*u*) ist dünn, der innere (*i*) ist noch dünner und kaum wahrnehmbar. Beide Theile, besonders letzterer, werden selbstverständlich schwach violett gefärbt. Die ringförmigen Verdickungen (*r*) dagegen werden dunkelviolett gefärbt. Bald bleiben dieselben zusammen, vom inneren Theil der Wand verbunden, bald treiben sie frei umher. Auch sah ich Sporen, von denen der innere Theil der Wand mit den ringförmigen Verdickungen noch nicht zur Entwickelung gekommen war.

Sowohl bei *Aecidium Urticae* wie bei *Roestelia cancellata* kann man bei den Zellen des Peridiums nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. die Mycosinreaction wahrnehmen. Bei *Aecidium Urticae* sind bestimmte Wandtheile chitinhaltig, nl. die Theile, welche sich an der inneren Seite und die, welche sich an der äusseren Seite des Peridiums befinden (Fig. 34, Taf. XVIII). Bei *Roestelia* sind die Zellen des Peridiums mit langen dünnen Anhängen bedeckt. Nach Umwandlung des Chitins in Mycosin werden die Wände durch Jodjodkaliumlösung braun gefärbt; nach Hinzufügung von sehr verdünnter Schwefelsäure und nach Auswaschen mit Wasser werden die Wände violett gefärbt, ausgenommen die Anhänge, welche farblos geworden sind (Fig. 35, Taf. XVIII).

In einem Falle und zwar bei *Puccinia graminis* untersuchte ich die Pykniden (Fig. 26, Taf. XVIII). Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. und Behandlung mit Alkohol und Wasser waren die Pyknosporen, welche eine zusammenhängende Masse bildeten, theilweise durch die Mündung hinausgetrieben. Wenn man Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnte Schwefelsäure hinzugefügt und wo nöthig das überflüssige Jod durch Auswaschen entfernt hat, so sind die Conidien- oder Pyknosporen ebenso wie

die Periphysen schön violett gefärbt. Bei den Conidienträgern nahm ich eine blaue Farbe wahr. Die Wände derselben enthalten einen Stoff, der durch Jodjodkaliumlösung blau gefärbt wird; auf die Frage, ob derselbe entweder Lichenin sei oder ein anderer Stoff, muss ich die Antwort schuldig bleiben.

Von den Tremellini untersuchte ich *Exidia glandulosa.* Die Tremellini kennzeichnen sich durch ihre eigenthümliche Wandsubstanz; im Wasser schwellen die Wände der Hyphen ausserordentlich auf, was auch bei *Exidia* der Fall ist. Es war also zu erwarten, dass in diesem Falle das Chitin als Wandbestandtheil in den Hintergrund treten würde. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. war von den Hyphen nichts mehr zu unterscheiden. Mit Jod und einer Spur Schwefelsäure nahm ich beim Ueberrest des Myceliums Violettfärbung wahr. Hinzufügung von 76proc. Schwefelsäure machte die Farbe wieder verschwinden. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. ergab es sich, dass die Hyphen sehr dünn geworden waren; dieselben hatten also, ebenso wie sämmtliche chitinhaltigen Zellwände, einen Ueberrest zurückgelassen. Auf Grund obenstehender Daten darf ich annehmen, dass bei *Exidia* wohl Chitin in der Wand der Hyphen vorkommt, aber in sehr geringer Quantität.

Die Dacryomyceten, welche früher zu den Tremellini gerechnet wurden, kennzeichnen sich ebenso wie die letzgenannten durch grosse Aufschwellbarkeit im Wasser. Die chemische Beschaffenheit der Zellwand untersuchte ich bei *Dacryomyces stillatus* und *Dacryomyces deliquescens.* Von den erstgenannten hatte ich Mycelien mit Oidien und von den letzgenannten Mycelien mit Basidiensporen (Fig. 36, Taf. XVIII) zur Verfügung. Bei allen Organen nahm ich eine schwache aber deutliche Mycosinreaction wahr. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. und Behandlung mit Alkohol, Wasser, Jod und sehr verdünnter Schwefelsäure nahm ich anfangs oft eine braune Farbe wahr, aber nachdem ich dieselbe ein wenig mit Wasser ausgewaschen hatte, ging die Farbe in eine violette über. Nach Umwandlung des Chitins in Mycosin übte $2\frac{1}{2}$proc. Salzsäure auf die Wände der verschiedenen Organe einen weniger oder mehr lösenden Einfluss aus. Ich sah die Hyphen zerfliessen, indem die Basidiensporen sehr gut ihre Form behielten. Nach Erwä[illegible] Glycerin bis auf 300° C. waren sämmtliche Wände [illegible]orden. Das letzte Experiment sowohl wie die s[illegible] beweisen

beide, dass die Zellwände bei *Dacryomyces* nur wenig Chitin enthalten.

Von den Hymenomyceten untersuchte ich 15 zu verschiedenen Geschlechtern gehörende Arten. Dabei ergab es sich immer, dass Chitin in grosser Quantität in den Zellwänden der Hyphen anwesend war. Nachdem dasselbe in Mycosin umgewandelt war, wurde das Mycelium durch Jod und sehr verdünnte Schwefelsäure meist dunkelviolett gefärbt. Sehr verdünnte Salzsäure wirkte weniger oder mehr lösend auf die Zellwände ein, eine vollkommene Lösung wurde jedoch selten wahrgenommen. Ausser Chitin kommt denn auch noch eine andere Substanz in der Zellwand vor. Bei *Thelephora palmata* und *Agaricus campestris* untersuchte ich auch die Wände der Sporen. Bei denselben ergab es sich, dass sie auch Chitin enthielten und auf die bekannte Weise schön violett gefärbt werden konnten.

Hinsichtlich der Wandsubstanz bei *Daedalia quercina* habe ich noch folgendes zu bemerken. Nach C. Richter[1]) hat in diesem Falle Verkorkung stattgefunden. Es gelang mir nicht, die Cerinsäurereaction zu bekommen. Bei Erwärmung mit Kaliumchlorat und Salpetersäure wurden die Hyphen erst farblos und lösten sich nach und nach vollständig. Die einzige zwischen dem Mycelium von *Daedalia quercina* und dem Korkgewebe von *Quercus Suber* bestehende Aehnlichkeit ist die Farbe.

Von den Gasteromyceten untersuchte ich *Scleroderma verrucosum*, *Lycoperdon caelatum*, *Geaster fornicatus*, *Crucibulum vulgare* und *Cyathus striatus*. Bei den verschiedensten Theilen dieser *Fungi* untersuchte ich die Anwesenheit von Chitin: beim Peridium, bei den Haaren, welche beim *Crucibulum* hierauf gefunden werden, bei den Wänden der Peridiolen von *Crucibulum* und *Cyathus*, bei den sogenannten Nabelsträngen dieser Peridiolen, beim Capillitium und bei den Sporen. *Geaster fornicatus* weicht, was die chemischen Eigenschaften der Zellwand anbetrifft, bedeutend von den vier übrigen ab. Schon früher habe ich darauf hingewiesen, dass bei diesem *Fungus* ein Stoff in der Zellwand vorkommt, der durch Jodjodkaliumlösung und Schwefelsäure blau gefärbt wird. Die Anwesenheit dieses Stoffes ist auch Ursache, dass, wenn man nach Erwärmung mit concentrirter Kalilauge die Mycosinreaction hervorruft, die Farbe, zunächst beim äusseren Peridium, nicht ist wie ge-

1) l. c., p. 508.

wöhnlich, aber weniger oder mehr nach der blauen hinneigt. Die Hyphen enthalten wenig Chitin; demgemäss sind dieselben nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. sehr dünn geworden. Die Sporen enthalten wahrscheinlich auch eine Spur Chitin; ich konnte solches nicht mit Gewissheit feststellen, weil dieselben es gegen Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. nicht aushalten können.

Bei den übrigen vier Gasteromyceten bekam ich nach Erwärmung mit Kalilauge bis auf 160° C. bei sämmtlichen Theilen reine Mycosinreactionen. In den meisten Fällen war die Farbe dunkelviolett, wie z. B. beim Peridium von *Scleroderma*, *Lycoperdon* und *Crucibulum*, bei den Haaren von *Crucibulum*, bei den Nabelsträngen der Peridiolen und bei den Sporen von *Lycoperdon* und *Crucibulum*. Bei den Sporen von *Scleroderma* war es nöthig, die braune Farbe der Wand mit verdünnter Chromsäure zu entfernen, damit ich die Mycosinreaction wahrnehmen könnte. In sehr verdünnter Salzsäure lösten sich die mycosinhaltigen Hyphen gewöhnlich nicht. Nebst Chitin kommen folglich in der Zellwand auch noch andere Stoffe vor.

Ausser den oben schon behandelten *Fungi* untersuchte ich deren noch vier, welche zu den Hyphomyceten gehören: *Torula culmicola*, *Sterigmatocystis nigra*, *Acrostalagmus cinnabarinus* und *Trichotecium roseum*.

Bei *Torula* sind die Sporen gelbbraun gefärbt und in Folge dessen wird bei denselben die Mycosinreaction maskirt, während wir dieselbe bei den noch nicht gefärbten Hyphen wahrnehmen können. Maceration in verdünnter Chromsäure kann mit gutem Erfolge angewendet werden, um den störenden Einfluss des braun gefärbten Stoffes zu beseitigen.

Sterigmatocystis nigra fand ich an Galläpfeln. Ueber die Sporen bemerke ich, dass man, wenn man dieselben unter dem Mikroskop betrachtet, anfangs der Meinung sein könnte, dass dieselben eine kugelförmige Gestalt hätten, und mit kleinen Stachelchen versehen seien. Bei einer näheren Untersuchung, wobei man darauf bedacht sein soll, dass man die Sporen in verschiedenen Stellungen wahrnimmt, ergab es sich jedoch, dass die Gestalt nicht vollkommen kugelförmig, sondern ein wenig platt war und dass der Rand mit sehr feinen Rippen versehen ist. Obgleich die Stiele, welche die Köpfchen tragen, und die Sporen weniger oder mehr schwärzlich sind, konnte ich doch sehr gut die Mycosinreaction dabei wahr-

nehmen, ebenso wie bei den kugelförmig angeschwollenen Enden der Stiele und bei den Sterigmata. Sehr verdünnte Salzsäure ($2\frac{1}{2}$%) wirkt lösend, wenn das Chitin in Mycosin umgewandelt worden ist, aber solches ist nur bei den angeschwollenen Spitzen der Stiele und bei den Sterigmata gleich merkbar. Die Stiele selbst und die Sporen ändern sich scheinbar nicht und enthalten also in unverändertem Stande nebst Chitin auch einen anderen Zellstoff.

Von *Acrostalagmus* (Fig. 37 und 38, Taf. XVIII) untersuchte ich die fruchttragenden Hyphen. Bei den Hyphen, den Klappen der Fruchtwand und bei den kleinen dünnwandigen Sporen erzielte ich eine starke Mycosinreaction. Nach Umwandlung des Chitins in Mycosin fand in verdünnter $2\frac{1}{2}$proc. Salzsäure sofort eine Lösung statt.

Bei *Trichothecium* bekam ich auch eine starke Mycosinreaction. Nachdem das Chitin in Mycosin umgewandelt worden war, wurden die Mycelfäden, die Träger der meistens zweizelligen Sporen und die Wände der Sporen mit Jod und sehr verdünnter Schwefelsäure dunkelviolett gefärbt, indem in verdünnter Salzsäure ($2\frac{1}{2}$%) sofort Lösung stattfand.

Die Untersuchung nach Chitin hat der Hauptsache nach zu den nachfolgenden Resultaten geführt. Bei den höheren *Fungi* fehlt genannter Zellstoff höchst selten. Auch finden wir denselben bei vielen Phycomyceten. Allgemein finden wir ihn nämlich bei den Zygomyceten. Derselbe kommt nicht nur bei den vegetativen Organen vor, sondern auch häufig bei den Fortpflanzungsorganen. Das Chitin fehlt bei den Phycomyceten, welche cellulosehaltige Zellwände haben. Es ist bemerkenswerth, dass bei der Untersuchung von Myxomyceten in einem Falle Chitin gefunden wurde.

C. Ueber die Untersuchung mit Farbstoffen, besonders zur Auffindung von Callose und Pektinstoffen.

Mit Rutheniumroth, Methylenblau und Brillantblau untersuchte ich die Anwesenheit von Pektinstoffen und Callose. Anfangs hatte ich die Absicht, die Untersuchung mit Farbstoffen über sämmtliche von mir untersuchten *Fungi* auszudehnen. Je länger je mehr kam ich jedoch zu der Ueberzeugung, dass besagte Untersuchung für die Kenntniss der chemischen Beschaffenheit der Zellwände bei den *Fungi* von geringem Werth sei. Daher habe ich denn auch, als

ich 40 *Fungi* mit Farbstoffen untersucht hatte, die Untersuchung eingestellt. Mit der Anwendung von Farbstoffen sind zwei Schwierigkeiten verbunden. Mit einem und demselben Farbstoffe werden gewöhnlich viele und sehr verschiedene Stoffe gefärbt und andererseits kann es vorkommen, dass eine Zellwand schwach gefärbt wird, trotzdem sie viel von einem Stoffe enthält, geeignet, um das Farbmittel aufzunehmen. Die Untersuchung mit Farbmitteln kann uns also leicht auf Irrwege führen. Freilich sind die Farbstoffe von grossem Werth, um sehr kleine und unsichtbare Objecte wahrnehmbar zu machen; auch kommen sie mir als sehr geeignete Hülfsmittel vor, wenn wir in gewissen Fällen die Abwesenheit feststellen wollen von Stoffen, welche sehr leicht Farbstoffe aufnehmen; meines Erachtens sind sie dagegen für die Auffindung von chemischen Körpern nicht von so grosser Bedeutung. Congoroth z. B. färbt Cellulose, gereinigte Watten, welche zunächst aus Cellulose bestehen, schwach, andere Zellwände, welche weniger Cellulose enthalten, stark, indem überdies auch noch andere Zellwandstoffe dadurch gefärbt werden, u. A. Amyloïd, Callose und Chitin.

L. Mangin[1]), der sich bei mikrochemischen Untersuchungen der Zellwände häufig der Farbstoffe bedient, erwähnt, als er die Auffindung von Pektinstoffen behandelt, dass nicht nur diese, aber auch das Protoplasma, der Zellkern, die Leuciten, das Lignin, das Suberin und das Cutin gefärbt werden. Die Nuancen, welche die verschiedenen Stoffe nach Aufnahme der Farbstoffe zeigen und die Differenz der Kraft, womit die Farbstoffe festgehalten werden, sind darum zu benutzen, um die Pektinstoffe von anderen Stoffen zu unterscheiden. Wenn auch Erkennungsmittel wie diese bei den höheren Pflanzen zu Resultaten geführt haben, für die Untersuchung von den Zellwänden der *Fungi* fand ich dieselben nicht scharf genug. Man soll ja darauf achten, dass über die chemische Beschaffenheit dieser Zellwände die Meinungen sehr verschieden sind und dass vor wenigen Jahren darüber noch so gut wie nichts mit Gewissheit bekannt war. Daher können nach meiner Meinung nur mit sehr scharfen Untersuchungsmethoden gute Resultate erzielt werden.

Bei der Untersuchung der *Fungi* bemerkte ich, dass die Zellwände in mehreren Fällen stark gefärbt wurden durch eine Lösung

1) Rech. anat. sur la distrib. des comp. pect. l. c., p. 39.



... Zellwand ...
... in Glycerin ...
... mit Rutheniumroth ...
... mit Congoroth ...
... immer eine rothe oder ...
... welche sich dann und wann ...
... auf die Anwesenheit von ...
... das Ausbleiben der rothen ...
... Glycerin bis auf 300° C. in Ueber-
... auch bei pektinstoffhaltigen Zell-
... wahrnehmen kann. Oben habe ich
... Pflanzen ... dass nach Mangin bei mehreren Fungi
... Was das Auftreten von Färbungen ...
... cellulosehaltigen *Fungi* findet es ...
... von Cellulose; für die chitinhaltigen ...
... dass es meist nur als eine Folge ...
... zu betrachten ist, das ebenso wie ...
... wird, aber nicht so stark ...
... einer Lösung anbetrifft, so ...
... der Anwesenheit ...

aber die Anwesenheit von Chitin, welcher Stoff als Zellwandbestandtheil eine so bedeutende Rolle spielt, hat er ja gar nicht vermuthet. Weil beide Zellwandstoffe durch mehrere Anilin-Farbstoffe gefärbt werden, halte ich es nicht für unwahrscheinlich, dass Mangin das Chitin mit Callose verwechselt hat.

Eine rothe Färbung mit Rutheniumroth bekam ich u. A. beim Mycelium von *Chlamydomucor*, *Penicillium* und *Nectria;* weiter bei mehreren Hymenomyceten und Gasteromyceten, nl. *Thelephora*, *Clavaria*, *Hydnum*, *Irpex*, *Lycoperdon*, *Geaster* und *Crucibulum*; bei der äusseren Schicht des Myceliums von *Usnea barbata;* bei anderen Lichenen, besonders bei *Collema pulposum*, befindet sich zwischen den Hyphen eine Art Intercellularsubstanz, welche roth gefärbt wird; bei *Aecidium Urticae* und *Roestelia cancellata* nahm ich eine rothe Färbung bei den Zellwänden des Peridiums wahr. Auch werden die Wände vieler Sporen gefärbt.

IV. Vergleichende Untersuchungen über thierisches und pflanzenartiges Chitin.

Obgleich ich die Identität des thierischen und pflanzlichen Chitins durch die Untersuchungen Gilson's genügend festgestellt glaubte, so hielt ich es doch für wichtig genug, auch einige mikrochemische Versuche bei Thieren zu machen, damit ich sehen könnte, ob Chitin so verschiedenen Ursprungs sich auf vollkommen ähnliche Weise verhalte. Erstens unterwarf ich das äussere Skelett von vier Thieren aus der grossen Abtheilung der Gliederfüssler einer mikrochemischen Untersuchung; bei drei Thieren mittelmässiger Grösse *Cynips gallae tinctoriae, Musca domestica* und *Crangon vulgaris* und bei einem sehr kleinen Thiere *Acarus prunorum* wurde solches untersucht. Weiter wurden noch mehrere anderen Organe untersucht; bei *Musca domestica* die Tracheen, bei *Crangon vulgaris* die Kiemen und die Schliessmuskel der Scheeren und bei *Astacus fluviatilis* die kalkartigen Körper, welche in dem Kaumagen vorkommen und unter dem Namen Krebsauge bekannt sind. Ausser Obbesagtem wurde noch ein Product untersucht, das von einem Weichthiere herrührte, die Schale von *Sepia officinalis*. Nach Krukenberg[1]) kommt das Chitin auch bei Weichthieren vor.

1) C. Fr. W. Krukenberg, Ueber das Vorkommen des Chitins. Zoolog. Anzeiger, VIII. Jahrg., 1885, p. 412. — Fortgesetzte Unters. über die Skeletine. Zeitschrift f. Biolog, IV. Band, 1886, p. 241.

Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C., Behandlung mit Alkohol und Ueberbringung in destillirtes Wasser, hatten die Körper der Thiere und deren Theile ihre Form behalten und konnten dieselben mit Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnter Schwefelsäure auf Mycosin untersucht werden. Das Ueberbringen der Präparate aus der concentrirten Kalilauge in Alkohol darf auch bei der Untersuchung von thierischen Präparaten nicht ausbleiben; bringen wir dieselben aus der concentrirten Kalilauge direct in Wasser über, so haben die der grösseren Thiere darunter zu leiden, indem die von *Acarus prunorum* ganz verloren gehen. Bei *Cynips gallae tinctoriae* nahm ich beim äusseren Skelett eine sehr dunkelviolette Färbung wahr, dermassen selbst, dass viele Theile schwarz aussahen. Durch Behandlung mit Wasser nahm die Intensität der Farbe ab und wandelte dieselbe sich in eine schön violette um, vollkommen der Farbe ähnlich, die wir bei pflanzlichen Präparaten wahrnehmen. Durch Hinzufügung 76 proc. Schwefelsäure wurde eine Entfärbung erzielt. Bei sämmtlichen von mir untersuchten Theilen des Skeletts konnte ich die Mycosinreaction wahrnehmen und zeigte dieselbe sich, wie oben beschrieben wurde, bei den Theilen des Körpers, den Flügeln, den Fühlern, den Füssen, den Klauen, dem Legebohrer, den Augen und den Haaren. Mehrere Theile zeigten deutlich eine Schichtung. Die drei Untertheile des Legebohrers zeigten einige dicke Schichten, die Gliedmaassen zahlreiche dünne Schichten. Ueberaus schön war die Reaction bei den Facetten, bei denen auch zahlreiche Schichten sichtbar waren. Wurden die Präparate einer Behandlung mit sehr verdünnter Salzsäure ($2^1/_2$ %) oder sehr verdünnter Essigsäure (2 %) unterworfen, so fand eine Lösung statt. Wurde ein Präparat nur einige Augenblicke mit sehr verdünnter Salzsäure und darauf mit Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnter Schwefelsäure behandelt, so entstand um und bei dem Präparat ein violettes, körniges Präcipitat. Mit Jodjodkaliumlösung und einer nicht zu starken Chlorzinklösung bekam ich sehr schöne dunkelblaue Färbungen. Durch Hinzufügung von concentrirter Chlorzinklösung erfolgte eine Entfärbung. Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. bewirkt beim äusseren Skelett keine eingreifenden Veränderungen. Der vom Skelett zurückgelassene Ueberrest wird durch Congoroth in ammoniakalischer Lösung und durch Brillantblau in saurer Lösung stark gefärbt und konnte durch Erwärmung mit concentrirter Kalilauge bis auf 160° C.

in Mycosin oder in ein mycosinhaltiges Product umgewandelt werden.

Von *Musca domestica* untersuchte ich auch mehrere zum Rumpfe und zu den verschiedenen Gliedmaassen gehörenden Theile des Skeletts. Bei sämmtlichen von mir untersuchten Theilen konnte ich nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. Mycosin nachweisen und dasselbe verhielt sich verschiedenen Reagentien gegenüber ebenso wie oben für *Cynips gallae tinctoriae* angegeben wurde. *Musca domestica* ist jedoch ein nicht so geeignetes Object wie das oben behandelte. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. haben viele Theile des Skeletts noch eine schwärzliche Farbe, wodurch die Mycosinreaction nicht überall eben schön und deutlich ist.

Bei *Crangon vulgaris* untersuchte ich das äussere Skelett bei mehreren Theilen des Körpers und der Gliedmaassen, den Rückenschild, die Facettenaugen, die Fühler, die eigentlichen Füsse, die Schwimmfüsse und die Schwanzflosse. Bei sämmtlichen Theilen fand ich Chitin in grosser Quantität; solches war auch der Fall bei den Scheeren und Klauen, indem ich bei den Anhängen, welche sich an den Schwimmfüssen, der Schwanzflosse und den inneren Fühlern befanden, gleichfalls Chitin nachweisen konnte. Nach Erwärmung mit concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. zeigten mehrere Theile sehr deutlich eine Schichtung und verhielten sich verschiedenen Reagentien gegenüber, wie oben für *Cynips gallae tinctoriae* angegeben wurde. Was das Verhältniss zu $2^1/_2$ proc. Salzsäure anbetrifft, so bemerke ich, dass wohl eine sehr lösende Wirkung und weniger oder mehr Zerfliessung wahrgenommen wurde, aber keine vollkommene Lösung. Die Löslichkeit des Mycosins konnte jedoch leicht nachgewiesen werden.

Bei *Acarus prunorum* kam ich auch zum Resultate, dass das äussere Skelett zunächst aus Chitin besteht. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. und Behandlung mit Alkohol und Wasser bekam ich mit Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnter Schwefelsäure eine schöne, violette Färbung. Das äussere Schichtchen des Skeletts zeigte jedoch keine Mycosinreaction, aber wurde reingelb gefärbt, so auch die Scheeren, die Klauen und weiter sämmtliche Anhänge des Körpers und der Füsse. Diese Anhänge sind wohl als Chitinstäbe beschrieben worden [1]), aber ich glaube nicht, dass dieselben

1) C. Claus, Grundzüge der Zoologie.

Chitin enthalten, ebensowenig als die anderen Theile, welche gelb gefärbt werden. Das durch Umwandlung des Chitins gewonnene Mycosin verhielt sich auch anderen Reagentien, wie sehr verdünnter Salzsäure und Jod und Chlorzink, gegenüber, auf nämliche Weise wie bei den oben behandelten Objecten und *Fungi*.

Was die Tracheen der Insecten anbetrifft, so bemerke ich, dass die Wände dieser Organe als Chitinproducte beschrieben worden sind[1]). Daher unterwarf ich dieselben bei *Musca domestica* einer mikrochemischen Untersuchung. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. und Behandlung mit Alkohol und Wasser hatten die Tracheen wohl ihre Form behalten, aber von Violettfärbung mit Jod und sehr verdünnter Schwefelsäure konnte ich durchaus nichts wahrnehmen; daher glaube ich nicht, dass die Wände der Tracheen Chitin enthalten.

Die Respirationsorgane von *Crangon vulgaris* können betrachtet werden, als wenn dieselben aus einer Anzahl Chitinplättchen zusammengesetzt seien. Nach Erwärmung mit concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. und Behandlung mit Alkohol und Wasser haben sich dieselben äusserlich nicht auffallend geändert. Die Plättchen werden dann durch Jod und sehr verdünnte Schwefelsäure dunkelviolett gefärbt, indem sie in $2^1/_2$ proc. Salzsäure ganz zerfliessen oder sich lösen. Es kommt mir vor, dass dieselben im natürlichen Zustande fast ganz aus Chitin bestehen.

Von den Muskeln wählte ich für die mikrochemische Untersuchung auf Chitin die Schliessmuskel der Scheeren von *Crangon vulgaris*. Ebenso wie in soviel anderen Fällen konnte auch in diesem Falle die Anwesenheit von Chitin nachgewiesen werden.

Bei den sogenannten Krebsaugen besteht der organische Stoff ganz oder hauptsächlich aus Chitin. Um solches nachweisen zu können, hat man die Krebsaugen erst mit verdünnter Salzsäure zu behandeln, um die anorganischen Stoffe wie Calciumcarbonat und Calciumphosphat zu beseitigen. Der zurückbleibende organische Stoff wird mit destillirtem Wasser ausgewaschen, bis auf 160° C. in concentrirter Kalilauge erwärmt und mit Alkohol und Wasser behandelt. Mit Jod und verdünnter Schwefelsäure wird derselbe dann dunkelviolett gefärbt, mit Jod und Chlorzinklösung blau, indem in verdünnter Salzsäure vollkommene Lösung oder Zerfliessung stattfindet.

---

1) C. Claus, l. c.

Nicht nur fand ich im Thierreich Chitin bei der Abtheilung der Gliederfüssler, aber auch noch bei einem Product, herrührend von einem Thiere, das einer ganz anderen Hauptabtheilung angehört, jener der Weichthiere. Bei der Schale von *Sepia officinalis* ergab es sich, dass daselbst eine ziemlich grosse Quantität Chitin vorkam, sowohl bei dem Mantel, der die Schale an der Aussenseite bedeckt, wie bei der eigentlichen Schale.

Dieses Chitin stimmt in jeder Hinsicht mit dem pflanzlichen Chitin und mit dem thierischen Chitin der Gliederfüssler überein. Durch Erwärmung mit Kalilauge bis auf 160° C. wird dasselbe in einen Stoff umgewandelt, der alle kennzeichnenden Mycosinreactionen hat, indem Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. keinen Einfluss auf dasselbe ausübt.

Bei der Untersuchung auf Chitin hat man die *Sepia*-Schale ebenso wie die Krebsaugen einer vorhergehenden Behandlung mit verdünnter Salzsäure zu unterwerfen, um Calciumcarbonat und Calciumphosphat zu beseitigen. Bei Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. giebt der Mantel ein Product, das in verdünnter Salzsäure ganz sich löst oder zerfliesst, indem bei der eigentlichen Schale etwas unlösliche Substanz zurückbleibt.

Obiges beweist, dass das thierische Chitin in jeder Hinsicht mit dem pflanzlichen Chitin übereinstimmt und dass man beide auf nämliche Weise mikrochemisch nachweisen kann.

Zusammenfassung der Resultate.

Durch meine Untersuchungen habe ich bei 100 *Fungi* die Gewissheit bekommen über das Vorkommen oder Nichtvorkommen von zwei bedeutenden Zellstoffen, Cellulose und Chitin.

Das Chitin, das ich bei den *Fungi* fand, stimmt vollkommen überein mit dem thierischen Chitin, das ich bei den Gliederfüsslern und einem Weichthiere untersuchte. Es ist ein Stoff, der verschiedenen Reagentien gegenüber eine grosse Widerstandsfähigkeit hat und ebenso wie Cellulose bei Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. keine Veränderung zeigt. Mit verdünnter Kalilauge wird derselbe bei gewöhnlicher Temperatur sehr langsam in Mycosin umgewandelt; in concentrirter Kalilauge bei 160° C. findet diese Umwandlung sehr bald statt.

Das Mycosin ist ein Körper, der sehr kennzeichnende Reactionen aufweist und mikrochemisch mit grosser Genauheit nachgewiesen

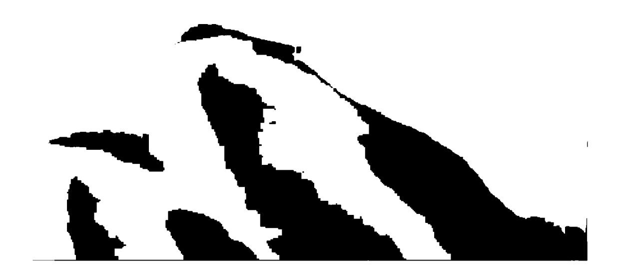
werden kann. Durch Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnte Schwefelsäure wird dasselbe rothviolett gefärbt, durch Chlorzinkjod oder Jodjodkaliumlösung und Chlorzinklösung (40 zu 60 %) blauviolett. In sehr verdünnter Salzsäure ($2^1/_2$ %) und sehr verdünnter Essigsäure ist dasselbe löslich, aber in verdünnter Schwefelsäure bei gewöhnlicher Temperatur unlöslich.

Das Chitin ist bei den *Fungi* sehr verbreitet, indem die Cellulose in verhältnissmässig wenigen Fällen gefunden wird. Die *Fungi*, bei denen ich letztgenannten Stoff fand, gehören zu den Myxomyceten (*Didymium squamulosum*), Peronosporeen (*Plasmopara densa*, *Cystopus Portulacae*) und Saprolegnieen (*Saprolegnia dioica*); Chitin fand ich bei den Myxomyceten (*Plasmodiophora Brassica*), den Chytridiaceen (*Synchytrium Taraxaci*), den Entomophthoreen (*Empusa Muscae*), den Mucorineen (*Mucor Mucedo*, *Chlamydomucor racemosus*, *Pilobolus crystallinus*), Rhizopeen (*Rhizopus nigricans*) und weiter bei fast allen höheren von mir untersuchten *Fungi*. In einigen Fällen fehlten beide Zellstoffe, z. B. bei den Bakterien, *Saccharomyces Cerevisiae*, *Fuligo septica* und *Cetraria islandica*. Bei den höheren *Fungi* fand ich also Chitin und keine Cellulose, bei den Myxomyceten und Phycomyceten Chitin und Cellulose, aber in keinem einzigen Falle konnte ich nachweisen, dass beide nebeneinander in der Zellwand vorkommen. Wohl werden dieselben gewöhnlich von anderen grösstentheils noch wenig bekannten Stoffen begleitet. Davon sind Lichenin und zwei noch unbekannte Stoffe, die ich Usneïn und Geasterin genannt habe, am meisten charakterisirt. Usneïn kommt vor bei *Usnea barbata*, dasselbe wird durch Jodjodkaliumlösung und eine Mischung zu gleichen Theilen von concentrirter Schwefelsäure und Wasser violett gefärbt. Geasterin wird bei *Geaster fornicatus* gefunden; mit Jodjodkaliumlösung und concentrirter Schwefelsäure nimmt dieser Stoff eine blaue Farbe an. Cellulose und Chitin werden nicht nur bei den vegetativen Organen gefunden, sondern auch bei den Fortpflanzungsorganen. Was das Chitin anbetrifft, so bemerke ich, dass ich bisweilen bei kleinen dünnwandigen Sporen nach Erwärmung mit Kalilauge eine starke Mycosinreaction wahrnahm; überhaupt kommt das Chitin bei den Fortpflanzungsorganen nicht so häufig vor, wie bei den vegetativen Organen. In mehreren Fällen ist nicht die ganze Wand chitinhaltig, sondern ist die Anwesenheit des Chitins auf einen bestimmten Theil der Wand beschränkt. Besonders mehrere Sporen liefern dafür merkwürdige Beispiele, z. B.

bei *Eurotium herbariorum*, *Hysterographium Fraxini*, *Pertusaria communis*, *Anaptychia ciliaris*, *Tilletia Rauwenhoffii*, *Uromyces Fabae* (Teleutosporen), *Puccinia Malvacearum* (Teleutosporen) und *Roestelia cancellata*.

Schliesslich möchte ich noch darauf hinweisen, dass, wenn den Untersuchungen über die chemische Beschaffenheit von den Zellwänden der *Fungi* eine grössere Ausdehnung gegeben wurde, dieselben auch von Werth sein werden für die systematische Eintheilung der *Fungi*. Die chemischen Kennzeichen konnten hierbei nur wenig beachtet werden. Ich glaube, dass dieselben, wenn nicht in erster Reihe, doch auch die Aufmerksamkeit verdienen. Ich will versuchen, solches durch Angabe von einem einzigen Beispiele zu erläutern. Vergleichen wir die Eintheilung der Phycomyceten, die F. von Tavel in seiner Vergleichenden Morphologie der Pilze gegeben hat, mit jener, die wir im Lehrbuch der niederen Kryptogamen von F. Ludwig finden, so bemerken wir gleich, dass letztere Eintheilung mehr mit der chemischen Beschaffenheit der Zellwand übereinstimmt. von Tavel theilt die Phycomyceten in Oomyceten und Zygomyceten ein. Zu den Oomyceten rechnet er u. m. die Peronosporeen, Saprolegneen, Chytridiaceen und Entomophthoreen. *Fungi* mit cellulosehaltigen und chitinhaltigen Zellwänden sind hier also zusammengebracht. Ludwig theilt die Phycomyceten in Chytridieen, Oomyceten und Zygomyceten ein. Zu den Oomyceten rechnet er die Peronosporeen und die Saprolegniaceen, indem die Chytridieen eine Ordnung für sich bilden und die Entomophthoreen mit den Zygomyceten vereinigt sind. Durch diese Eintheilungsweise sind die Phycomyceten, bei denen die Anwesenheit von Cellulose wahrgenommen wurde, in eine Ordnung vereinigt und von jenem, wobei Chitin gefunden wurde, getrennt. Die genannten Lehrbücher erschienen beide 1892.

Steenwyk (Holland).



Figuren-Erklärung.

Sämmtliche Figuren sind bei einer 440maligen Vergrösserung gezeichnet. Fig. 4, 7—12, 14—16, 19, 22, 23, 25—27, 29, 33—36 und 38: Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C., Behandlung mit Alkohol, Wasser, Jodjodkaliumlösung und sehr verdünnter Schwefelsäure.

Tafel XVII.

Fig. 1—3. *Didymium squamulosum.*

Fig. 1. Sporen. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C.

Fig. 2. Sporen. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. Behandlung mit verdünnter Chromsäure und mit Jodjodkaliumlösung und 76proc. Schwefelsäure.

Fig. 3. Sporen. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C. Maceration in Kupferoxydammoniak, Behandlung mit Ammoniak, Wasser, verdünnter Chromsäure und mit Jodjodkaliumlösung und 76proc. Schwefelsäure.

Fig. 4 u 5. *Plasmodiophora Brassicae.*

Fig. 4. Sporen in Parenchymzellen.

Fig. 5. Sporen in Parenchymzellen. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. Behandlung mit Alkohol, Wasser, Jodjodkaliumlösung und 76proc. Schwefelsäure.

Fig. 6. *Plasmopara densa.* Conidien. Nach Maceration in Kupferoxydammoniak, Behandlung mit Ammoniak, Wasser, Jodjodkaliumlösung und 76proc. Schwefelsäure. *s* Sphärokrystalle.

Fig. 7 u. 8. *Chlamydomucor racemosus.*

Fig. 7. Theil eines Sporangienträgers.

Fig. 8. Chlamydosporen.

Fig. 9. *Sphaerotheca castagnei.* Ascusfrucht.

Fig. 10. *Aspergillus glaucus.* Conidienträger.

Fig. 11. *Eurotium herbariorum.* Ascussporen.

Fig. 12. *Penicillium glaucum.* Conidienträger.

Fig. 13 u. 14. *Peziza badia.*

Fig. 13. Hymenium. Nicht mit Reagentien behandelt.

Fig. 14. Hymenium.

Fig. 15. *Morchella esculenta.* Hymenium.

Fig. 16. *Peltigera canina.* Hymenium.

Fig. 17. *Hysterographium Fraxini.* Sporen. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C. Behandlung mit Alkohol, Wasser, verdünnter Chromsäure, Jodiodkaliumlösung und sehr verdünnter Schwefelsäure.

Fig. 18 u. 19. *Tilletia Rauwenhoffii.*

Fig. 18. Spore. Nicht mit Reagentien behandelt.

Fig. 19. Sporen.

Fig. 20. *Cetraria islandica.* Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C., Behandlung mit Jodjodkaliumlösung und 76proc. Schwefelsäure. *a* Algen, *i* Inhalt der Hyphen.

Fig. 21. *Peltigera canina.* Hyphen. Nach Erwärmung in Glycerin bis auf 300° C.

Fig. 22. *Sphaerophorus ramulosus.* Hyphen.

Tafel XVIII.

Fig. 23 u. 24. *Aecidium Urticae (Puccinia Caricis).*

Fig. 23. Mycelium.

Fig. 24. Mycelium. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C Behandlung mit Alkohol, Wasser, Jodjodkaliumlösung und 76proc. Schwefelsäure.

Fig. 25. *Uromyces Fabae.* Mycelium mit Teleutosporen.

Fig. 26. *Puccinia graminis.* Pyknide.

Fig. 27. *Puccinia Malvacearum.* Teleutosporen.

Fig. 28 u. 29. *Gymnosporangium Sabinae.*

Fig. 28. Schnitt aus dem Fruchtkörper. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C.

Fig. 29. Sporen.

Fig. 30—33. *Roestelia cancellata (Gymnosporangium Sabinae).* Aecidiensporen. *r* ringförmige Verdickung der Wand, *u* äusserer Theil der Wand, *i* innerer Theil der Wand.

Fig. 30. Nicht mit Reagentien behandelt.

Fig. 31. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C., in concentrirter Kalilauge.

Fig. 32. Nach Erwärmung in concentrirter Kalilauge bis auf 160° C., in Alkohol.

Fig. 33. Siehe oben.

Fig. 34. *Aecidium Urticae (Puccinia Caricis).* Zellen aus dem Peridium, von verschiedenen Seiten gesehen.

Fig. 35. *Roestelia cancellata (Gymnosporangium Sabinae).* Zellen aus dem Peridium.

Fig. 36. *Dacryomyces deliquescens.* Basidiensporen.

Fig. 37 u. 38. *Acrostalagmus cinnabarinus.*

Fig. 37. Sporangienträger. Nicht mit Reagentien behandelt.

Fig. 38. Sporangienträger.

Ueber den mikrochemischen Nachweis von Rohrzucker in pflanzlichen Geweben.

Von

Camill Hoffmeister.

Wer sich mit dem mikrochemischen Rohrzuckernachweis in pflanzlichen Geweben näher befasst hat, wird zur Ueberzeugung gekommen sein, dass alle bisher verwendeten Methoden nicht hinreichend sicher und genau sind, um einen dauernden Werth und den Vorzug allgemeiner Brauchbarkeit beanspruchen zu dürfen.

Sachs[1]) empfahl zum Nachweise des Rohrzuckers die nicht zu dünn angefertigten Schnitte einige Zeit hindurch in Kupfersulfatlösung zu legen und hierauf nach Abspülen mit Wasser in heisse Natronlauge zu tauchen. In allen Zellen, welche Rohrzucker enthalten, entsteht eine himmelblaue Färbung, während sich bei Gegenwart von Glukose direct rothes Kupferoxydul abscheidet. Wie auch Sachs selbst angiebt, ist bei Anwendung dieser Reaction Vorsicht geboten, weil eine grosse Menge anderer in Pflanzenzellen vorkommender Stoffe ebenfalls so wie Saccharose Kupferoxydhydrat aufzulösen vermögen, wie es u. a. von der Weinsäure bekannt ist.

G. Kraus[2]) verwendete zum Nachweise von Zucker die Ausscheidung desselben in Tröpfchenform durch concentrirten Alkohol oder Glycerin, eine Methode, welche der Autor als „morphologische Reaction" bezeichnet. Da Kraus selbst sagt, dass er einen Reactionsunterschied zwischen Rohr- und Traubenzucker mittelst seiner Methode nicht finden konnte, so ist auch dieser Weg zum mikrochemischen Saccharosenachweis ungeeignet.

---

1) J. Sachs, Flora 1862, p. 289; Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. III, p. 187.

2) G. Kraus, Botanische Zeitung 1876, p. 604.

Strasburger[1]) legt dar, dass man die invertirende Wirkung der Fehling'schen Lösung selbst, nach längerem Kochen in derselben, für die mikrochemische Untersuchung auf Rohrzucker verwenden kann. Es ist selbstverständlich, dass man nur bei Gegenwart einer grossen Menge Rohrzucker (z. B. Zuckerrübe) mit dieser Methode annehmbare Erfolge erzielen kann.

Brukner und Jaensch[2]) haben sich in jüngster Zeit mit der Frage des Rohrzuckernachweises in der Pflanzenzelle beschäftigt, ohne jedoch über eine Kritik der Methode von Sachs hinauszugehen.

Weitere Versuche, andere chemische Reactionen der Saccharose zur mikrochemischen Analyse heranzuziehen, sind nicht gemacht worden, abgesehen von einer Methode, die Wirkung des Hefeinvertins auf Rohrzucker hierzu zu benützen, welche von F. Czapek[3]) bei dessen Untersuchungen über die Leitungswege der organischen Baustoffe in der Pflanze eine Anwendung fand.

Diese Art des mikrochemischen Rohrzuckernachweises wurde jedoch in der letzterwähnten Arbeit nur für die Untersuchung des Siebröhreninhaltes verwendet, wie es im Plane der Arbeit lag. Für andere Objecte wurde die Methode bislang noch nicht geprüft.

Auf Veranlassung des Herrn Prof. Dr. Czapek unternahm ich es nun, sicher zu stellen, ob diese Methode thatsächlich allgemein verwendbar ist, und ob nicht ausser derselben und den früher angegebenen Methoden eine andere brauchbare Art des Saccharosenachweises in Schnitten aus Pflanzengeweben zu eruiren wäre.

Ich will gleich bemerken, dass die im weiteren ausführlich mitzutheilenden Untersuchungen die allgemeine Brauchbarkeit der Czapek'schen Invertinmethode ausser Zweifel stellten und eine bessere Methode trotz umfassender Bemühungen nicht entdeckt werden konnte.

Für einen mikroskopischen Nachweis von Saccharose in Geweben können a priori in Frage kommen: 1. Erzeugung eines Niederschlages von krystallinischem Rohrzucker oder eines unlöslichen Saccharates. 2. Farbenreactionen. 3. Reduction einer alkalischen

---

1) Strasburger, Botanisches Practicum, 3. Aufl. (1897), p. 139.

2) Brukner und Jaensch, Zeitschr. d. Vereins f. Rübenzuckerindustrie 1897, p. 757—58. Ref. Chem. Centralbl. 1897, II, p. 915.

3) F. Czapek, Ueber die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl., Bd. CVI, Abth. I, März 1897, p. 14 des Sep.-Abdr.

Metallsalzlösung nach vorhergegangener Ueberführung in einen reducirenden Zucker, d. h. hier Glukose, durch Invertirung.

Die Misslichkeit einer directen Saccharoseabscheidung als Reagens auf diesen Körper zeigt schon die Methode von Kraus. Man kann natürlich nur an ein Fällungsmittel denken, welches mit dem wässerigen Gewebssaft mischbar ist, und diese Substanzen (Aethyl- oder Methylalkohol, Glycerin u. a.) fällen den Rohrzucker erst in hoher Concentration und dann niemals direct krystallinisch, sondern in Tröpfchen, womit die Werthlosigkeit dieser Methoden besiegelt ist.

Schwer lösliche Saccharate als Niederschlag in Geweben könnte man erzeugen durch schwach alkalischen starken Alkohol, indem auch die Alkalisaccharate durch Alkohol rasch gefällt werden. Aber diese Fällung geschieht ebenfalls in Tröpfchenform, und daher sind die Zuckerarten auf diesem Wege nicht zu unterscheiden. Auch andere makrochemisch wohl verwendbare Reactionen versagen in mikrochemischer Hinsicht. Dies gilt z. B. bezüglich der von Sjollema[1]) angeführten Fällbarkeit der Zuckerlösungen durch ammoniakalische Kupfersulfat- oder Acetatlösung. Glukosen geben damit einen Niederschlag, Saccharose hingegen nicht. Bei mikrochemischer Anwendung gelingt es nicht, in allen Fällen Erfolge zu erzielen, weil es schwierig ist, einen Ueberschuss des Fällungsmittels zu vermeiden und ein zu grosser oder zu geringer Rohrzuckergehalt den Effect des Reagens ebenfalls schädigt.

Die Farbenreactionen, welche der Rohrzucker giebt, sind wohl alle der Saccharose nicht allein eigenthümlich, sondern werden sämmtlich von anderen Zuckerarten in gleicher Weise gegeben. Dass dies von der grossen Reihe von Reactionen, welche Phenole mit Zucker und Schwefelsäure erzeugen und die auf Furfurolabspaltung hinauslaufen, gilt, ist bekannt. Am geeignetsten würde sich noch die eosinrothe Farbenreaction erweisen, welche Lävulose, infolgedessen auch invertirter Rohrzucker mit Resorcin und Salzsäure giebt, und welche makrochemisch gute Dienste leistet [Seliwanoff, Tollens[2])]. In Gewebsschnitten hingegen mangelt es der Resorcinprobe an hinreichender Empfindlichkeit und an genügender Schärfe des Farbentones, ganz abgesehen davon, dass auch Raffinose dieselbe Reaction giebt.

---

1) B. Sjollema, Chemikerzeitung, Bd. 21 (1897), p. 739.

2) Tollens, Handbuch der Kohlehydrate (1888), p. 90; ferner die Angaben bei E. v. Lippmann. Chemie der Zuckerarten, 2. Aufl., Braunschweig 1895, p. 483.

Maumené[1]) giebt an, dass eine 1 proc. Arsensäurelösung, mit Rohrzucker eingedunstet, eine anfangs röthliche, später intensiv purpurviolette Färbung erzeugt. Dies trifft nach meinen Erfahrungen aber auch für Traubenzucker zu. Das gleiche gilt von der Reductionsprobe mit Vanadinat.

Es bleiben demnach nur diejenigen Methoden übrig, welche sich der Spaltung des Rohrzuckers in Trauben- und Fruchtzucker bedienen und diese Spaltungsproducte auf dem bekannten Wege der Reduction alkalischer Metalloxydsalzlösungen nachweisen. — Es können für die Spaltung oder Invertirung des Rohrzuckers naturgemäss in Betracht kommen Einwirkung verdünnter Säuren, wie in der chemischen Praxis allgemein üblich, oder Einwirkung eines invertirenden Enzymes (Hefeinvertin, Emulsin). Verdünnte Mineralsäuren (Salz-, Schwefelsäure) zu verwenden wird sich aus mehrfachen Gründen nicht empfehlen. Einmal treten bei einer derartigen Procedur in den Gewebszellen tiefgreifende, theilweise schon morphologisch als Quellungs-, Lösungs-, Tödtungsphänomene sichtbare Veränderungen auf, zum andern ist eine Verwechslung des Rohrzuckers mit den zahlreichen durch Säuren spaltbaren Substanzen möglich, welche sich in Pflanzengeweben häufig finden, und als Spaltungsproducte reducirende Körper liefern. Hierher gehören die zusammengesetzten Zuckerarten und fast alle Glykoside.

Demnach kann man aus einer derartigen Reaction keinen sicheren Schluss auf Saccharose ziehen, und es bleibt kein anderer Weg als die Aufspaltung des Rohrzuckers durch ein invertirendes Ferment.

Bezüglich der Wahl des Metallsalzes zur Reductionsprobe ist zu bemerken, dass die bekannte alkalische Kupferlösung nach Fehling die grössten Vortheile bietet. Von der grossen Zahl anderer Metallsalzlösungen, welche in der makrochemischen Analyse Verwendung finden (Wismuth, Quecksilber, Silber u. a.) erwies sich keine andere vortheilhafter als die Kupferlösung nach Fehling. Die Barfoed'sche Kupferacetatlösung ist zu wenig empfindlich und beansprucht oft viel Zeit zur Reduction. Auch die von Lidforss angegebene alkoholische Kupfersulfat-Natronlösung eignet sich für den vorliegenden Zweck nicht.

Es wäre noch auf einige kritische Bemerkungen einzugehen, welche das Invertin betreffen. Als invertirendes Ferment hätte

1) Cit. bei Lippmann, a. a. O., p. 780.



ebenso gut wie das Hefeinvertin Emulsin aus Mandeln verwendet werden können, und ich wählte das Hefeinvertin nur der billigeren und bequemeren Herstellungsweise wegen. Es ist bekannt, dass das Hefeinvertin nicht allein auf Rohrzucker spaltend einwirkt, sondern auch auf andere Zuckerarten, ja selbst auf gewisse Glykoside, wie das Amygdalin. Ausser Saccharose werden nach verschiedenen Angaben durch Hefeinvertin gespalten: Maltose, Isomaltose, Raffinose (Tollens), Gentianose (A. Meyer). Aus allen diesen Substanzen wird durch Hefeinvertin direct reducirende Glukose gebildet und man kann dieselbe daher nicht von Rohrzucker nach der von mir verwendeten Methode unterscheiden, wenn man dieses eine Merkmal in's Auge fasst. Die verbreitete Maltose und Isomaltose reduciren aber direct wie Traubenzucker. Sie kommen also für die Kritik unserer Methode nicht in Betracht. Mithin kann man sagen, dass die Invertinmethode nur Raffinose und Gentianose von Saccharose nicht unterscheiden lässt und unter diesem kleinen Vorbehalt kann sie als sicheres Erkennungsmittel des Rohrzuckers in mikrochemischer Hinsicht betrachtet werden. Gentianose ist überdies nach allem, was wir von diesem Körper wissen, gewiss relativ wenig im Pflanzenreiche verbreitet.

Ich kann nicht umhin hervorzuheben, dass trotz diesem kleinen Mangel an Sicherheit die mikrochemische Invertinmethode für Saccharose unvergleichlich genauer ist, als die allgemein angewendete Methode der directen Reduction alkalischer Kupferoxydsalzlösungen für Traubenzucker oder Glukosen überhaupt. Wir kennen ja eine grosse Menge von Substanzen, die gar nicht zu den Zuckerarten gehören, und die gerade so wie Traubenzucker direct reduciren, z. B. Resorcin, Hydrochinon[1]) u. a.

Als Invertin verwendete ich ein Rohproduct, welches einfach durch Fällen mit Alkohol eines Extractes aus frischer rasch getrockneter Presshefe erhalten wurde. Letztere blieb bei 40° C. ungefähr 12 Stunden lang mit Wasser zu einem dicken Brei angerührt stehen und wurde dann rasch abgepresst; das Extract filtrirt und mit Alkohol gefällt. Der Niederschlag ist ein gelblichweisses in Wasser lösliches Pulver, welches auf Rohrzucker kräftig invertirend einwirkt. Die wässerige Lösung reducirt selbstredend alkalische Kupferlösung für sich nicht im geringsten.

---

1) Bezüglich dieser Substanzen vergleiche man Strasburger, Botanisches 3. Aufl. (1897), p. 140.

I. Frisches Material.

Name der Pflanze und des Pflanzentheiles	Verhalten zu Fehling's Lösung Methode Schimper		Anmerkung
	Reduction vor Inversion	Reduction nach Inversion	
A. Blätter und Achsenorgane.			
Sorghum saccharatum (Stengel) .	schwach	bedeutend stärker	Jackson, Wachtel, Meunier, Riffard.
Zea Mays (Stengel)	θ	deutlich	König.
Zea Mays (Blattscheide) . . .	schwach	bedeutend stärker	
Lilium Martagon (Stengel) . . .	schwach	unbedeutend	
Acer saccharinum (Zweig) . . .	schwach	bedeutend stärker	Wiley.
Acer pseudoplatanus (Zweig) . .	schwach	bedeutend stärker	
Saccharum officinarum (Stengel) [2 Wochen in Alkohol gelegen]	schwach	bedeutend stärker	Icery, Bonâme, Nitzsch, Winter
Epiphyllum Russelianum Hook. .	θ	deutlich	
B. Blüthentheile.			
Trifolium pratense (Nectarien) . .	schwach	bedeutend stärker	
Fuchsia globosa (Nectarien) . .	schwach	bedeutend stärker	Wilson.
Lamium album (Nectarien) . . .	schwach	bedeutend stärker	
C. Früchte und Samen.			
Polygonatum officinale (unreife Frucht)	nur im Exocarp schwache Reduction	deutlich im ganzen Schnitt	
Prunus Armeniaca	stark	bedeutend stärker	Kulisch, Buignet, Kayser.
Prunus Persica	stark	bedeutend stärker	Kulisch, Buignet, Kayser.
Citrus Aurantium (Fruchtfleisch)	stark	bedeutend stärker	Buignet.
Citrus Aurantium (Fruchtschale)	stark	bedeutend stärker	Buignet.
Cocos nucifera (Samen)	schwach	bedeutend stärker	Slyke, Calmette.
Zea Mays (ruhender Same, Endosperm)	sehr schwach	deutlich stärker	
Zea Mays (12^h in Wasser, Endosperm	schwach	bedeutend stärker	
Castanea vesca (Samen) . . .	schwach	bedeutend stärker	
Pisum sativum (grüne Samen) .	θ	deutlich	Maxwell, Schulze, Steiger, Morawski, Stingl.
Hordeum vulgare	schwach	bedeutend stärker	

Name der Pflanze und des Pflanzentheiles	Verhalten zu Fehling's Lösung Methode Schimper		Anmerkung
	Reduction vor Inversion	Reduction nach Inversion	
D. Wurzeln, Knollen und Rhizome.			
Allium Cepa[1]	schwach	bedeutend stärker	Kayser.
Allium sativum	•	deutlich	
Colchicum autumnale	•	schwach	•
Scopolia carniolica	schwach	bedeutend stärker	
Orchis morio	•	schwach	
Solanum tuberosum	schwach	bedeutend stärker	
Helianthus tuberosus	sehr schwach	bedeutend stärker	
Acorus Calamus	schwach	bedeutend stärker	
Polygonatum officinale	sehr schwach	bedeutend stärker	
Iris florentina	schwach	bedeutend stärker	
Rubia tinctorum	sehr schwach	bedeutend stärker	Stein, Bergami, Perkin, Hummel.
Angelica Archangelica	sehr schwach	bedeutend stärker	
Apium graveolens	schwach	bedeutend stärker	
Beta vulgaris	sehr schwach	bedeutend stärker	

II. Droguen.

Name der Pflanze und des Pflanzentheiles	Verhalten zu Fehling's Lösung Methode Schimper		Anmerkung
	Reduction vor Inversion	Reduction nach Inversion	
A. Rinden.			
Cinchona pitayensis Wedd. . . .	•	deutlich	
B. Samen und Früchte.			
Coffea arabica (Samen)	•	deutlich	Stenhouse, Schulze, Ewell.
Castanea vesca (Samen, alt) . .	deutlich	bedeutend stärker	
Soja hispida (Kotyledonen) . .	•	deutlich	Maxwell, Schulze, Steiger, Stingl, Frankfurt, Morawski.
Soja hispida (Embryo)	•	deutlich	
Pinus Pinea	•	deutlich	
C. Wurzeln und Rhizome.			
Acorus Calamus	schwach	wenig mehr	
Iris florentina	schwach	wenig mehr	
Gentiana Asclepiadea	schwach	bedeutend stärker	
Rubia tinctorum	schwach	bedeutend stärker	
Curcuma rotundifolia	schwach	bedeutend stärker	
Alkanna tinctoria	schwach	bedeutend stärker	
Cephaëlis Ipecacuanha	schwach	bedeutend stärker	

[1]) Nach E. Schulze l. c. ist in den Zwiebelschuppen von *Allium Cepa* der invertirbare Körper von Rohrzucker verschieden. Genauere Untersuchungen über die fragliche Substanz fehlen noch.

Ausführung der Methode.

Zur Prüfung auf Rohrzucker wird man zunächst Schnitte aus Pflanzentheilen verwenden, welche keinen direct reducirenden Zucker enthalten. Ich brachte die 3—4 Zelllagen dicken, frisch angefertigten Schnitte in einen Tropfen concentrirter Invertinlösung auf einen Objectträger, und liess die Flüssigkeit darauf mehrere Stunden hindurch bei Zimmertemperatur einwirken. War der Tropfen nahe am Eintrocknen, so wurde von neuem befeuchtet, und die genügende Zeit der Einwirkung war stets erreicht, sobald dieses Eintrocknen 2—3 Mal vor sich gegangen war.

Parallelversuche bei verschieden hoher Temperatur ergaben keinen Vortheil bezüglich einer höheren Temperatur als 20° C. Die Enzymwirkung schreitet schon bei Zimmertemperatur für unseren Zweck genügend schnell fort. Die Zeit betrug 2—3 Stunden im Durchschnitt. Ueber diese Zeit hinaus hat eine Verlängerung der Invertinwirkung keinen Nutzen, weil dann schon in Schnitten von mässiger Dicke der gesammte Rohrzucker invertirt ist. Ausser an rohrzuckerhaltigen Gewebsschnitten nahm ich alle diese Controlversuche auch vor an Schnitten von Sonnenrosenmark, welche mit Saccharoselösungen von bekannter Concentration unter der Luftpumpe injicirt worden waren.

Sobald die Inversion beendet war, wurde der Schnitt mit einem Tropfen concentrirter Kupfersulfat-Seignettesalz-Natronlauge nach A. Meyer bedeckt, das Deckglas darüber gelegt, und der Objectträger vorsichtig bis eben zur Siedetemperatur erhitzt (Verfahren nach A. F. W. Schimper). Es scheidet sich dabei sofort, wenn Rohrzucker ursprünglich zugegen war, reichlich rothes Kupferoxydul aus.

Man kann sogar Rohrzucker neben Traubenzucker, falls letzterer nicht allzu reichlich vorhanden, nach dieser einfachen Methode nachweisen, indem nach Inversion die Kupferoxydulausscheidung in vielen Pflanzengeweben ganz beträchtlich stärker ist, als vor der Inversion.

In der vorhergehenden Tabelle sind die untersuchten Objecte als Belege für die Brauchbarkeit der Methode zusammengestellt. Die in der Anmerkung genannten Autornamen zeigen den ersten Untersucher des Objectes an, dessen Resultate mithin mikrocher[illegible] bestätigt werden. Wo ich keine früheren Angaben auffinden k[illegible]

und die betreffenden Objecte von mir zum erstenmal geprüft worden sind, ist kein Autornamen beigefügt. Die Autoren sind grösstentheils nach den Arbeiten von Schulze[1]), König[2]) und Lippmann[3]) citirt, woselbst dieselben nachgeschlagen werden können.

Empfindlichkeit der Methode.

Um nun auch einen beiläufigen Schluss auf die Empfindlichkeit dieser Methode ziehen zu können, wurden Versuche in zweierlei Weise zur Ausführung gebracht. Einmal wurden 3—4 Zelllagen dicke Schnitte von Sonnenrosenmark mit Rohrzuckerlösung von bekanntem Gehalt injicirt und durch Versuche mit fortschreitender Verdünnung die eben noch nachweisbare Concentration mittelst der Invertinmethode ermittelt. Es ergab sich auf diese Art, dass man Rohrzucker bis zu 0,01 % ganz gut nachzuweisen im Stande ist. Traubenzucker allein liess bei Vergleichsversuchen noch bei 0,001 % eine deutlich wahrnehmbare Reduction erkennen. Um einen unabhängigen Beweis für die Richtigkeit dieser Bestimmung zu haben, wurden auch Pflanzentheile untersucht, bei denen der Rohrzuckergehalt schon durch frühere Untersuchungen anderer Autoren quantitativ genau festgestellt worden war. So wird für die Nectarien von *Fuchsia* von Wilson[4]) 0,06 % Rohrzucker angegeben. Im Einklange damit konnte ich durch Anwendung der Invertinmethode mikrochemisch eine ganz deutliche Reduction bei diesem Objecte nach Inversion feststellen.

Nachweis von Rohrzucker neben Glukosen.

Das ungemein häufige Vorkommen von Saccharose neben direct reducirendem Zucker in Pflanzengeweben lässt es als höchst wünschenswerth erscheinen, auch dafür eine brauchbare mikrochemische Untersuchungsmethode zu besitzen. Wie bereits hervor-

---

1) E. Schulze und S. Frankfurt, Zeitschr. f. physiolog. Chemie, Bd. XX, p. 511 (1896).

2) J. König, Die menschlichen Nahrungs- und Genussmittel, 3. Aufl., Berlin 1893, Bd. I, p. 426.

3) E. v. Lippmann, Chemie der Zuckerarten, 2. Aufl., Braunschweig 1895, [illegible]-93.

[illegible] Wilson, Ber. d. Deutsch. Chem. Gesellsch. in Berlin, Bd. XI, p. 1835.

gehoben, genügt in vielen Fällen das einfache Vergleichen der Menge des ausgeschiedeuen Kupferoxyduls in Schnitten aus denselben Geweben ohne Inversion und nach Inversion, um zu erkennen, ob Saccharose neben direct reducirendem Zucker vorhanden ist. Wenn man aber zahlreiche Objecte untersucht, so stösst man oft auf solche, welche eine derartige Menge Glukose enthalten, dass der Schnitt durch das ausgeschiedene Kupferoxydul ganz roth und undurchsichtig wird, und eine etwaige weitere Steigerung der Reduction nach Inversion gänzlich unkennbar ist. Derartige Wahrnehmungen macht man bei der Prüfung unserer Obstarten z. B., von denen man durch anderweitige makrochemische Untersuchungen längst weiss, dass sie viel Saccharose neben viel Glukose enthalten. Dass es da gänzlich unmöglich ist, ohne Anwendung weiterer Hilfsmittel kleine Mengen Saccharose neben bedeutendem Glukosegehalt durch die Invertinmethode nachzuweisen, braucht wohl nicht erst hervorgehoben zu werden.

Meine Versuche, differente Methoden für Saccharose- und Glukosenachweis in demselben Schnitt zu benutzen, wie z. B. Reduction vor und nach Inversion durch verschiedene Metallsalze zu erzielen, schlugen fehl. Ich nahm daher als einzig zu Gebote stehendes Mittel jenes zur Hand, die Glukose quantitativ durch alkalische Kupferlösung zu oxydiren, das Kupferoxydul durch ein geeignetes Lösungsmittel zu entfernen und nach vorhergegangener Invertinwirkung neuerlich mit Fehling's Flüssigkeit auf Saccharose (jetzt Invertzucker) zu prüfen.

Das Princip dieser Methode, welche in mehreren Modifikationen zur Ausführung kam, krankt freilich an mehreren Fehlern, welche nicht eliminirt werden können und die Genauigkeit des Saccharosenachweises merklich herabdrücken. Ein grosser Theil der Fehlerquellen lässt sich aber auch durch Controlproben vollkommen überblicken, daher auch wissenschaftlich unschädlich machen, ein anderer Theil ist in seinen Ursachen klar und beeinträchtigt daher den wahren Werth der Methode ebenfalls nicht. Die Hauptfehlerquellen, welche einen Verlust an Rohrzucker bedingen, sind die erstmalige Einwirkung der heissen, alkalischen Kupferlösung, welche einerseits einen Theil der Saccharose mit invertirt und als Glukose mitbestimmen lässt; andererseits aber tritt ein Theil der Saccharose aus den todten Zellen aus und geht verloren. Ferner verliert man gewiss einen Theil des Rohrzuckers bei dem nöthigen Abwaschen der Schnitte mit Wasser. Wie Auswasch[illegible] mit Schnitten

aus Zuckerrübe, welche durch Chloroform getödtet waren, ergaben, ist jedoch der letzterwähnte Fehler gewiss der kleinste.

Es ist selbstverständlich, dass man bei der in Rede stehenden combinirten Methode alles vermeiden muss, was die Saccharose vor dem Einbringen in Invertinlösung spalten könnte und was der Enzymwirkung schädlich ist. Eine in dieser Hinsicht einwurfsfreie Methode ist folgende:

Die Schnitte aus dem zu untersuchenden Gewebe, 3—4 Zelllagen dick, werden direct in Schälchen mit concentrirter, siedendheisser Kupfersulfat-Seignettesalz-Natronlauge gebracht, sodass das Oxydationsmittel möglichst rasch und in grossem Ueberschuss einwirken kann. Nach 1—2 Minuten ist die Glukose quantitativ oxydirt. Man nimmt die Schnitte heraus, spült dieselben durch Herumschwenken in einer Porzellanschale mit stark verdünnter Weinsäurelösung rasch ab und bringt sie auf dem Objectträger in einem Tropfen concentrirter Lösung von Magnesiumchlorid. Das Magnesiumchlorid löst, besonders bei kurzem Erwärmen, den Niederschlag von Kupferoxydul in 1—2 Minuten glatt auf. Man spült nun das Chlormagnesium mit weinsäurehaltigem Wasser ab und bringt den Schnitt in Invertinlösung. Das weitere Verfahren ist das oben geschilderte.

An Stelle des Magnesiumchlorid kann man als Lösungsmittel für das Kupferoxydul auch Cyankalium benutzen, Dasselbe löst viel rascher als das Chlormagnesium, hat dagegen den Nachtheil, dass man dieser Lösung eine Behandlung mit Essigsäure (sehr verdünnt) unter dem Abzug folgen lassen muss, wobei sich Blausäure entwickelt, indem das entstandene Kupferkaliumcyanür zersetzt wird. Sonst ist das Verfahren ganz gleich.

Wichtig ist es vor Allem, dass man vor der Invertineinwirkung einen der Schnitte mit Fehling's Lösung darauf prüft, ob keine Spur einer reducirenden Substanz mehr vorhanden ist. Nur dann kann man natürlich bei Eintritt von Reduction nach Inversion sicher auf Saccharose schliessen.

Nach Beendigung der ganzen Procedur hat man häufig das Präparat erfüllt von Krystallen von Magnesiumsalz und vom amorphen Magnesiumhydroxyd, neben dem ausgeschiedenen Kupferoxydul, wodurch das Präparat an Deutlichkeit und Schönheit leidet. Mit einer verdünnten Weinsäurelösung aber wird es sofort klar, ohne dass das Kupferoxydul in Lösung geht.

Ich war durch Anwendung der geschilderten Methode thatsächlich im Stande, in zahlreichen Fällen Saccharose sicher neben Glukose mikrochemisch zu erkennen, wo es sonst direct unmöglich gewesen wäre. So verhält es sich z. B. beim Apfel, bei der Birne, der Hagebutte, beim Johannisbrod; ferner bei der Möhre und der Petersilienwurzel.

Die Empfindlichkeit des Doppelnachweises von Saccharose und Glukose in demselben Schnitte wurde, wie oben schon dargelegt, an injicirten Schnitten aus *Helianthus*-Mark bestimmt. Es ergab sich, dass man sicher noch 0,5 % Rohrzucker neben 1—5 % von Traubenzucker nach der beschriebenen Methode mikrochemisch nachzuweisen vermag. Hierbei ist zu bedenken, dass die Genauigkeit eher grösser ist, weil die Zuckerlösung aus den Sonnenrosenmarkzellen rascher ausgewaschen wird, als aus Gewebsschnitten frischer Pflanzentheile.

Aus dem Gesagten ergiebt sich, dass die Czapek'sche Invertinmethode thatsächlich eine einwurfsfreie und hinreichend sichere und genaue mikrochemische Methode zum Rohrzuckernachweis darstellt, und sie wird nicht nur für anatomisch-physiologische Untersuchungen ein brauchbares Hilfsmittel darstellen, sondern auch bei der praktischen Untersuchung von Nahrungs- und Genussmitteln unter dem Mikroskope wesentliche Dienste zu leisten im Stande sein.

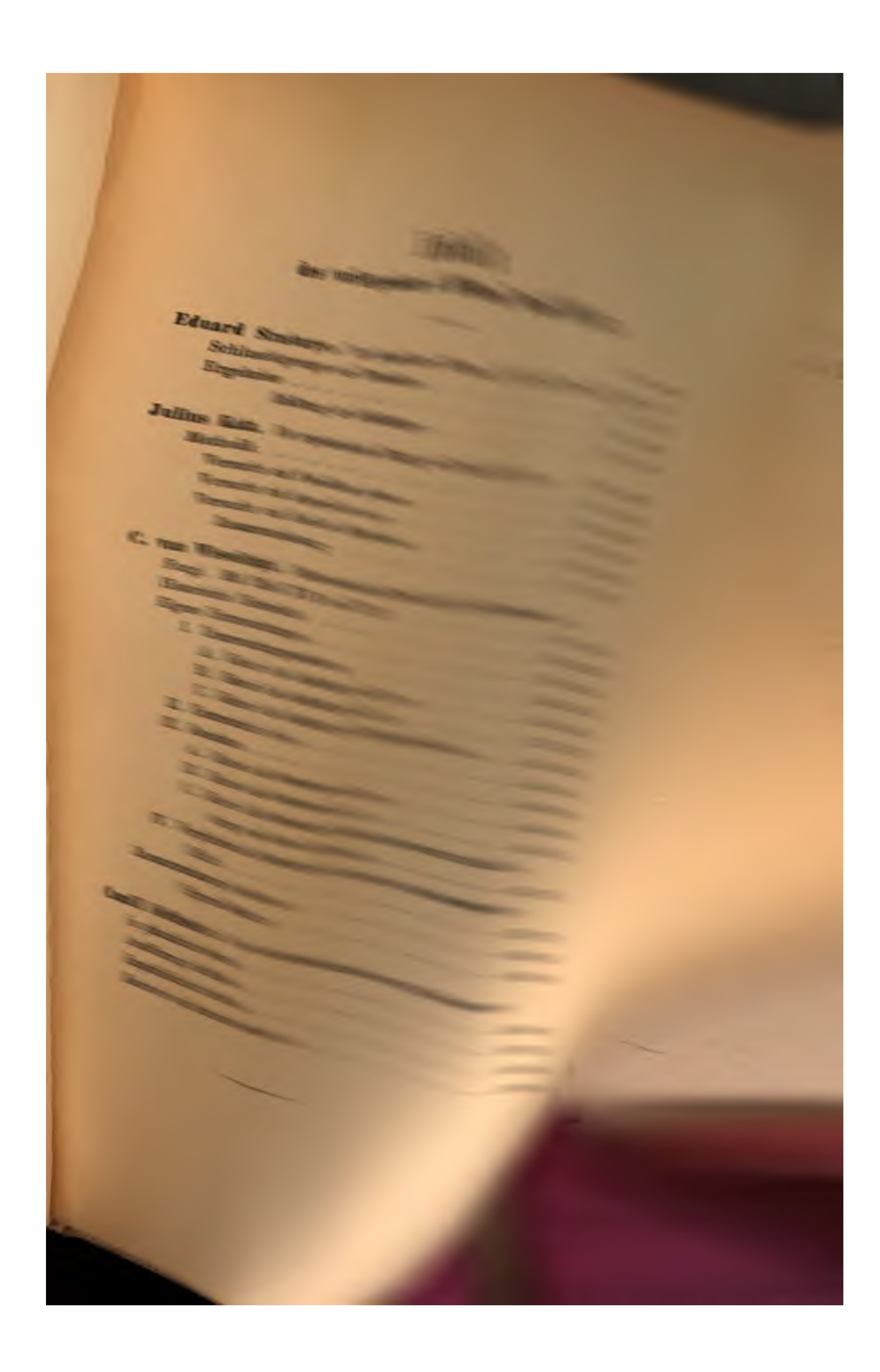
Prag, December 1897.

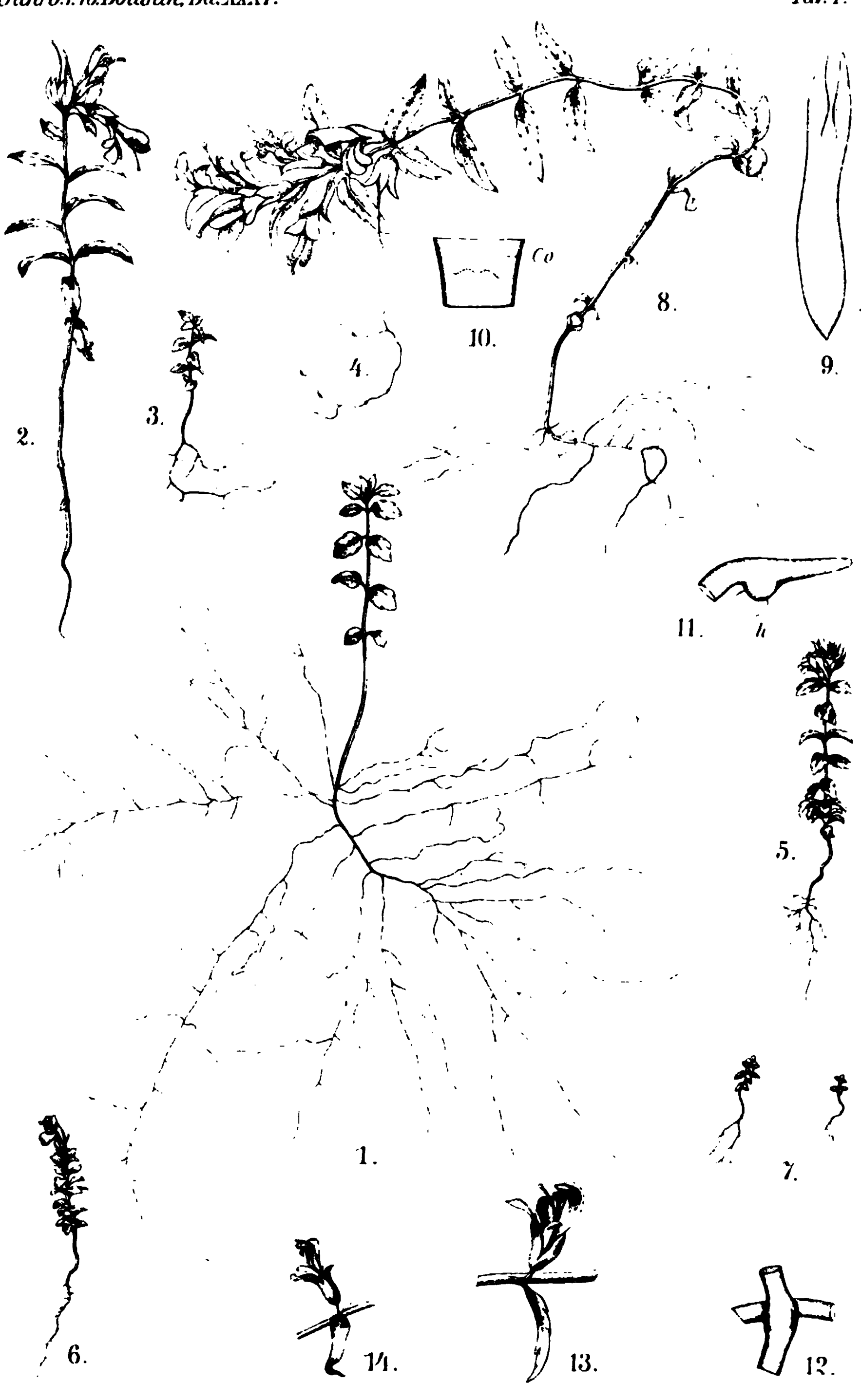
Botanisches Institut
der deutschen technischen Hochschule.

Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin.

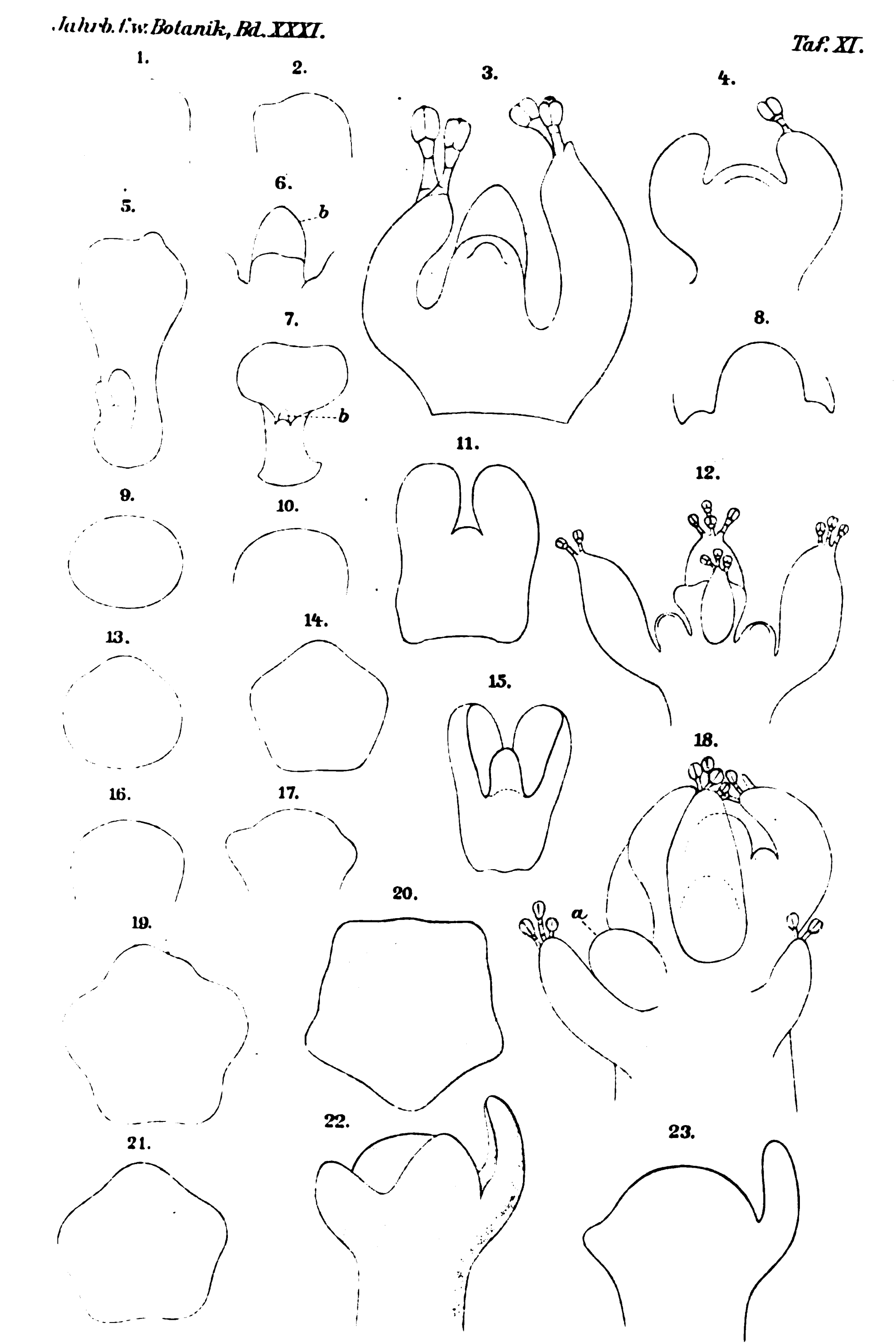
Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes, Band XXXI.




2.
3.
4.
Co
10.
8.
9.
11.
h
1.
5.
7.
6.
14.
13.
12.



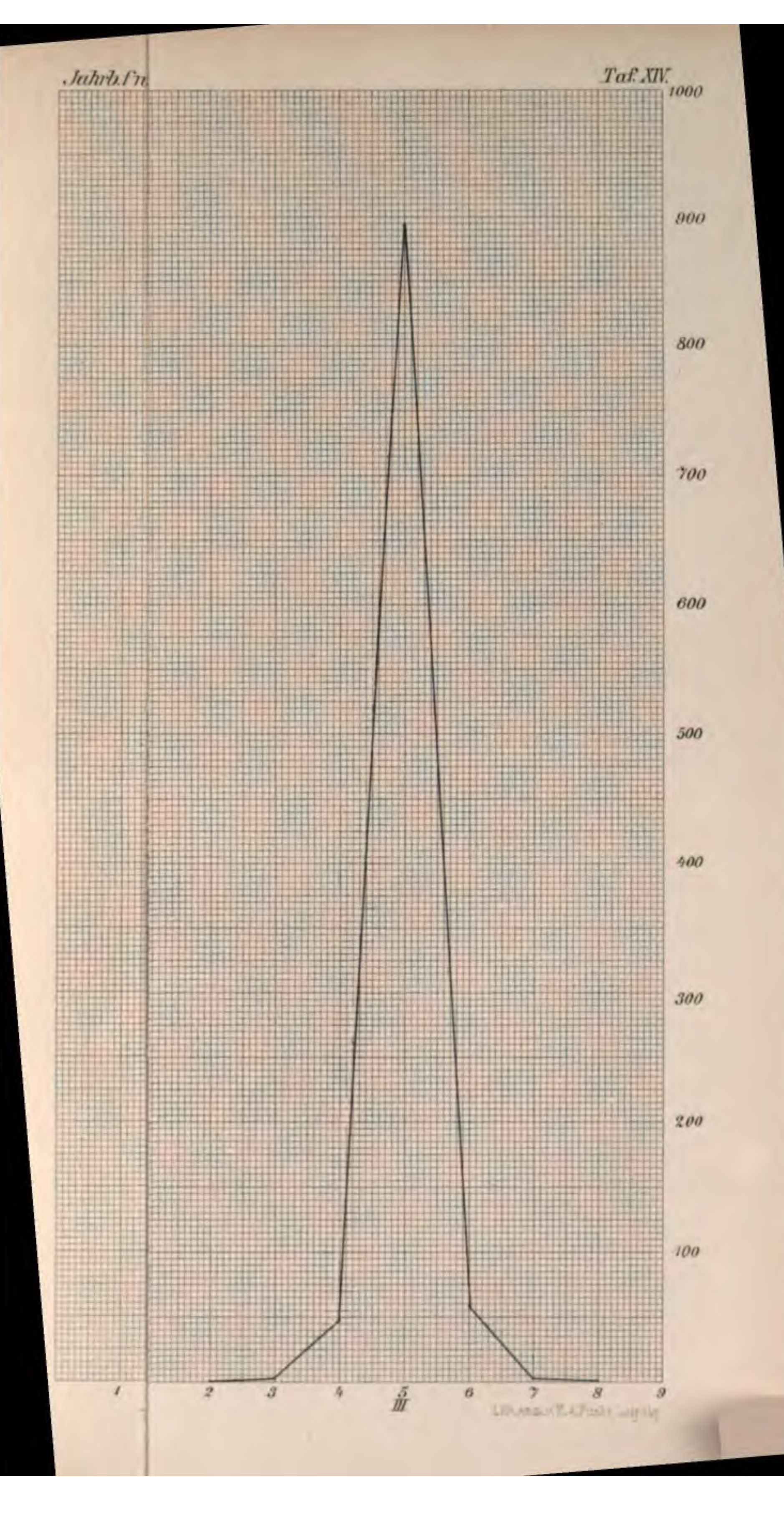


Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

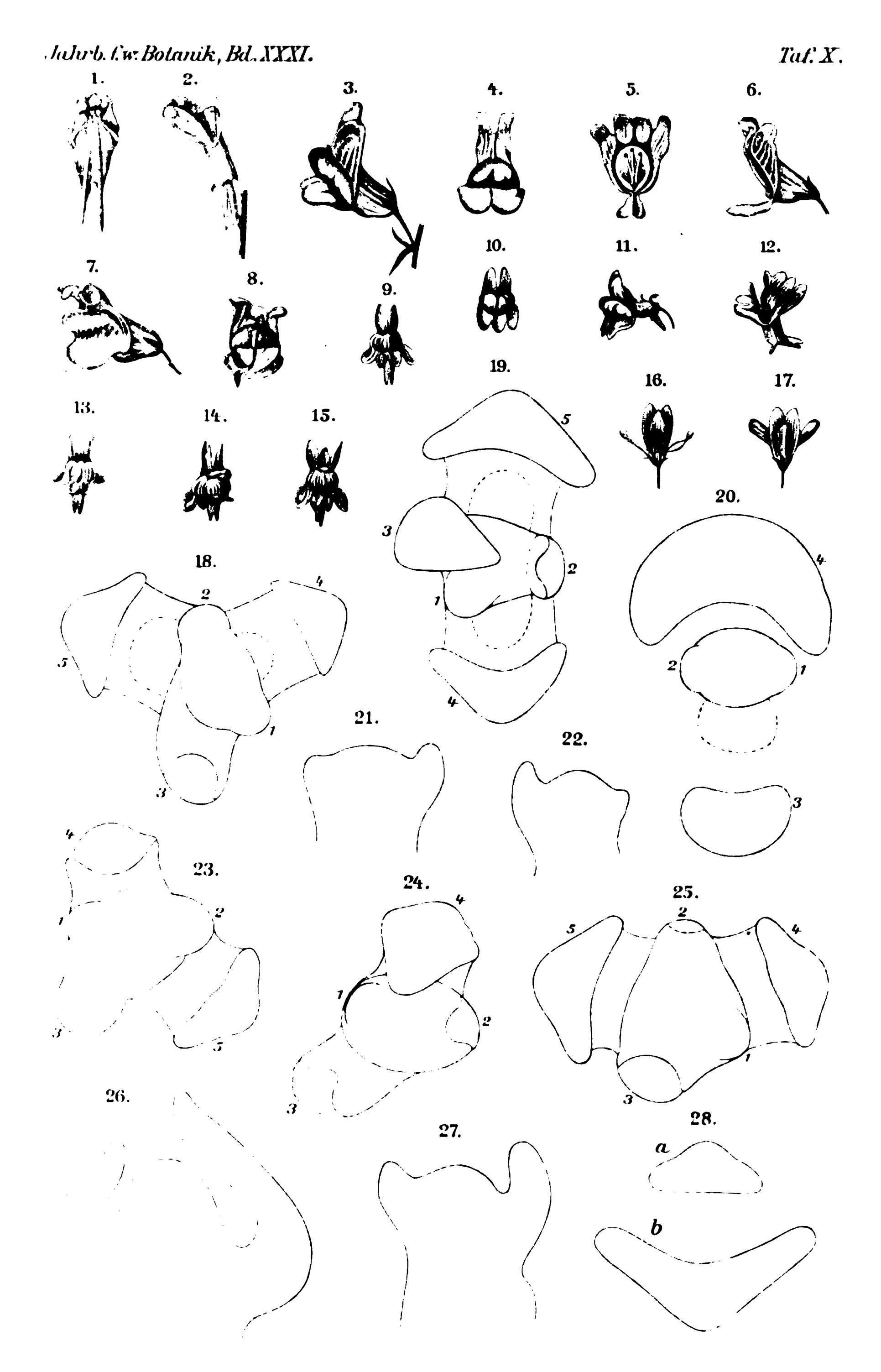

21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
30.
31.


Taf. VIII.





Jahrb.f.n
Taf. XIV.
1000
900
800
700
600
500
400
300
200
100
1
2
3
4
5
6
7
8
9
III


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
a
b

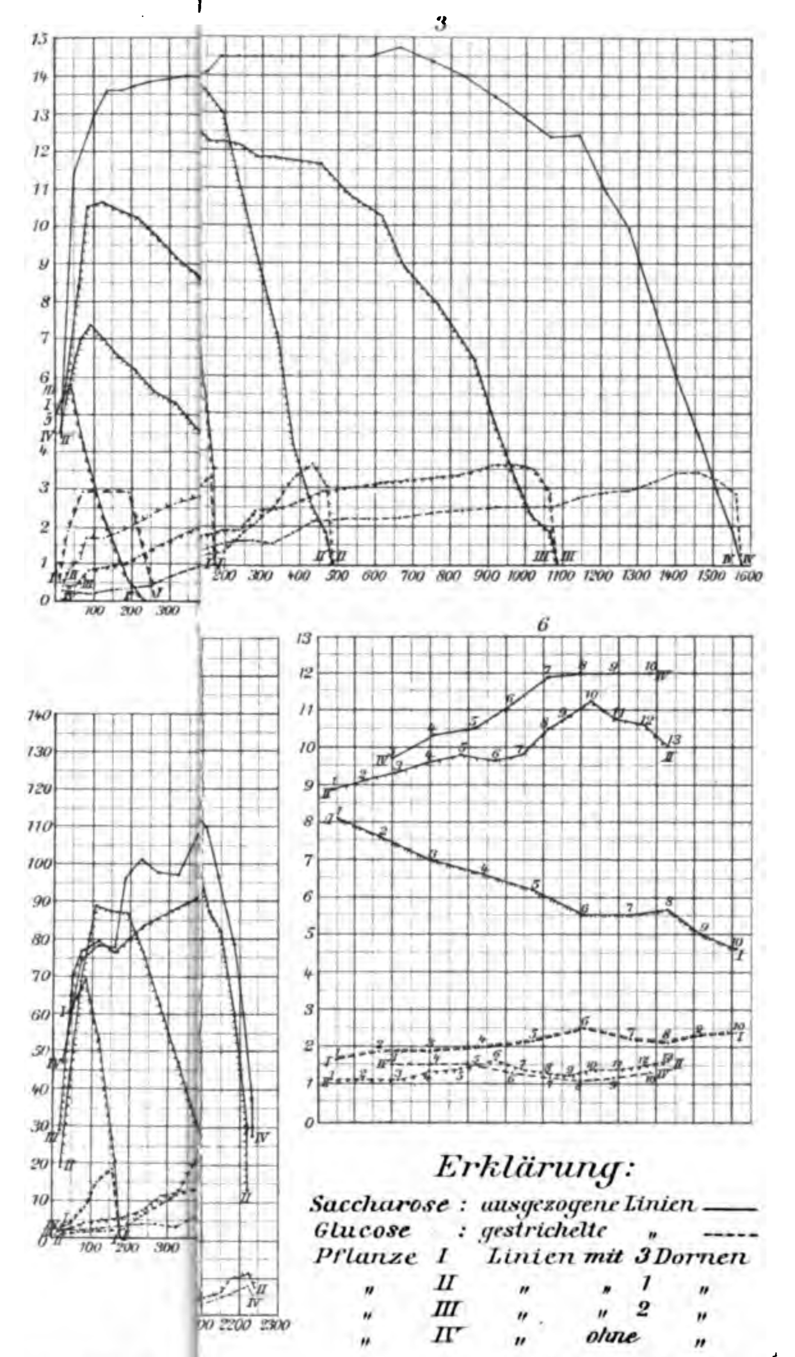


1. 2. 3. 4. 5. 6. b 7. b 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 16. 17. 18. 19. 20. a 21. 22. 23.

del.

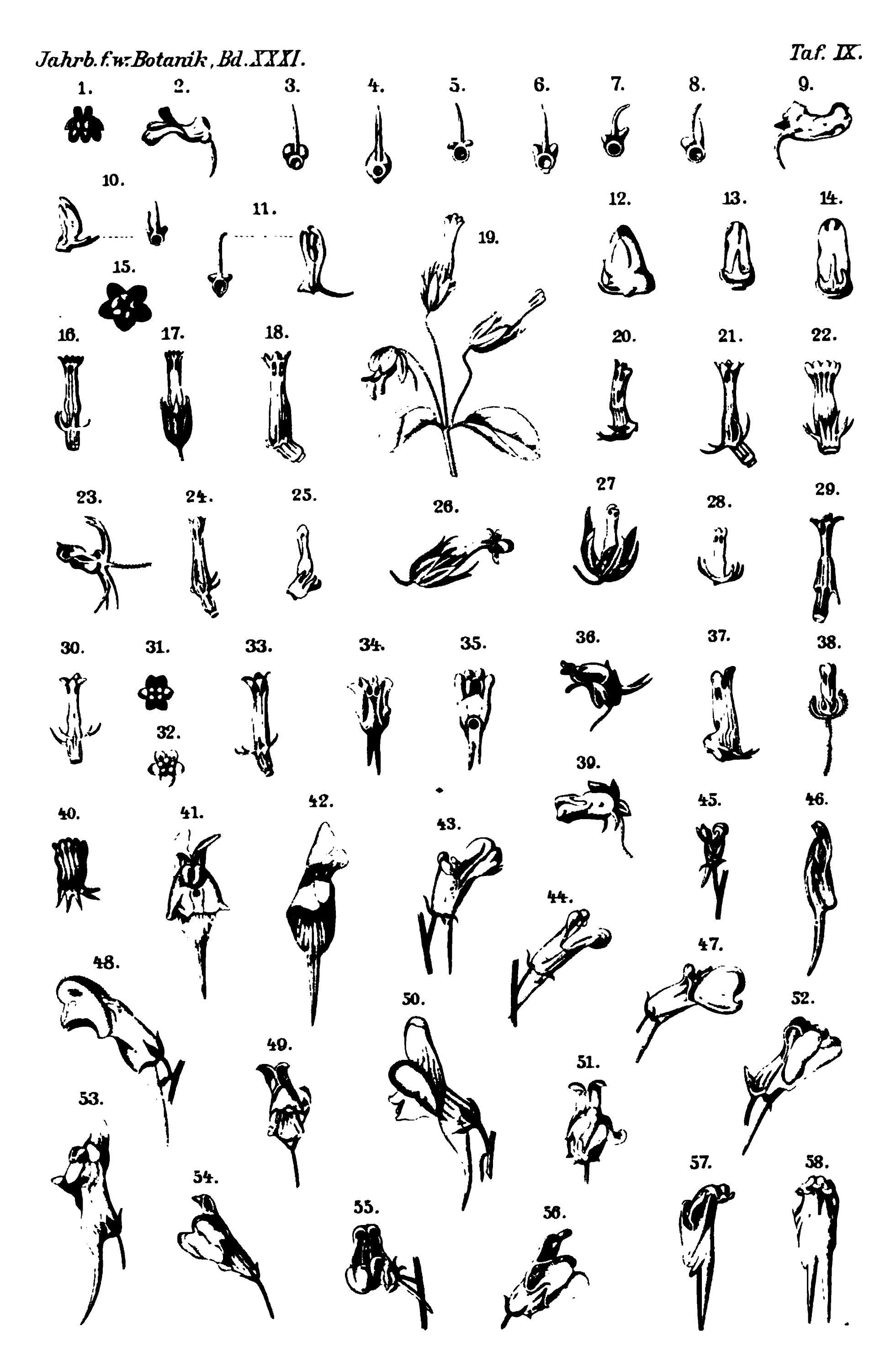
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig



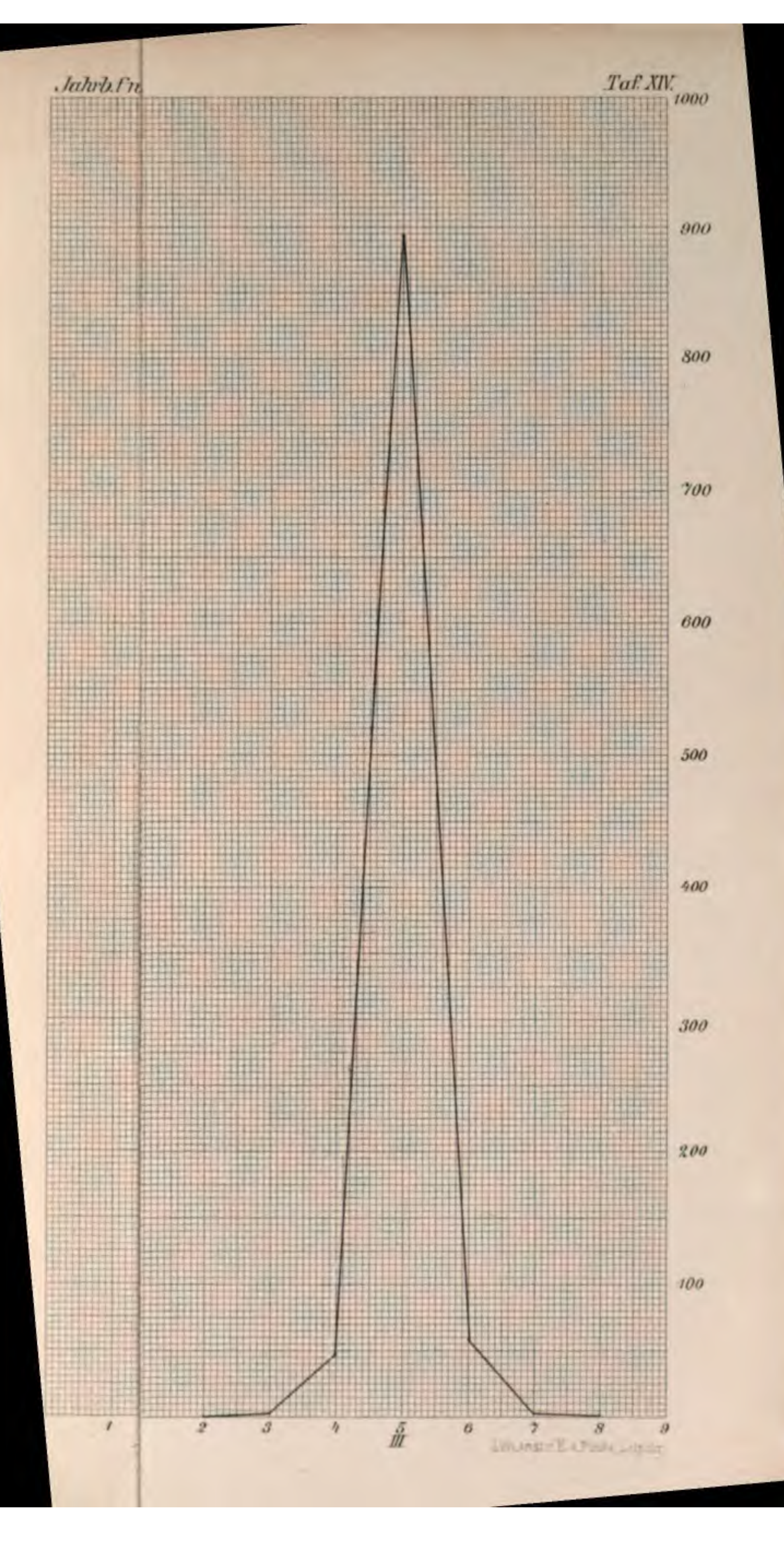


Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig

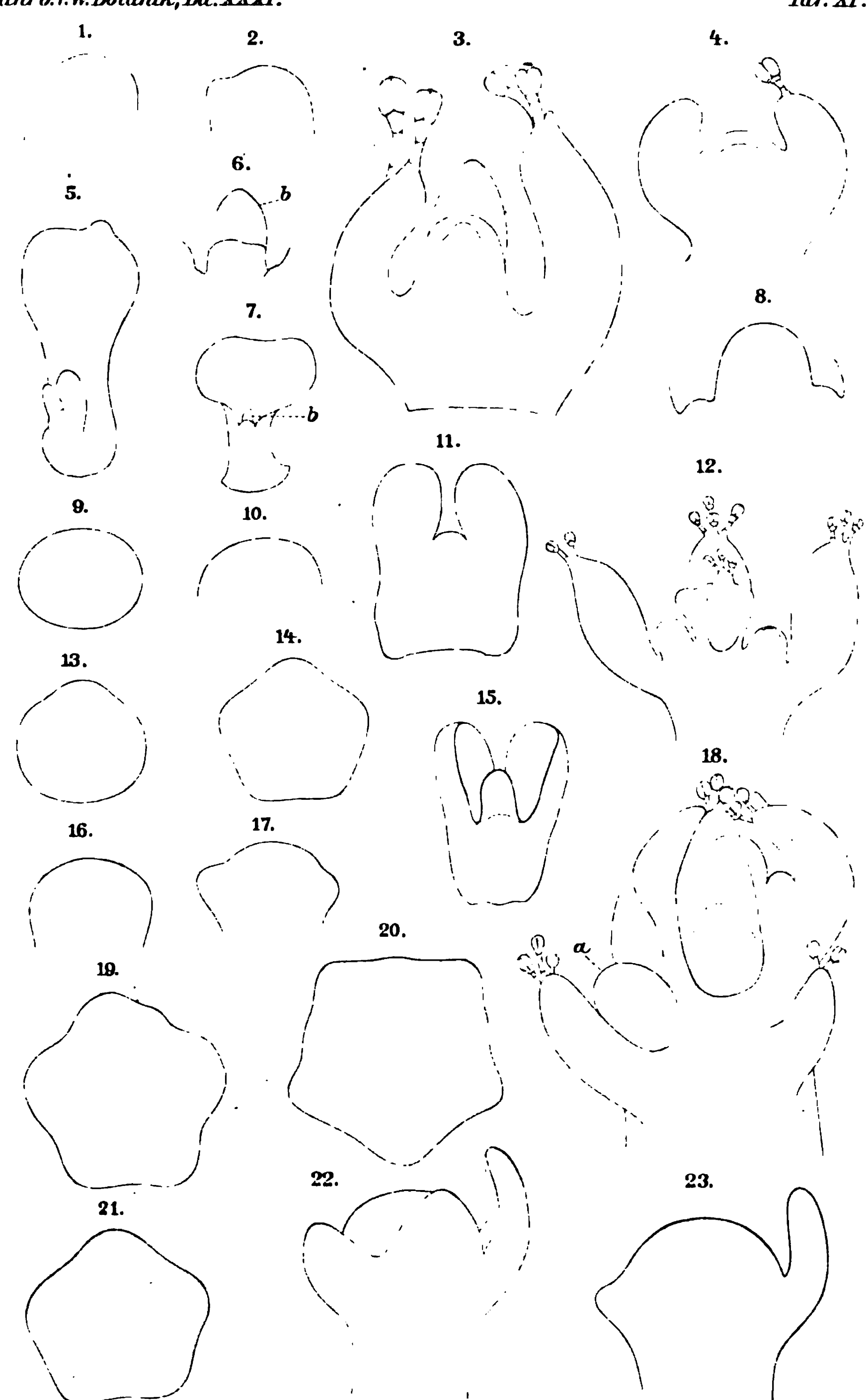



1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
19.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27
28.
29.
30.
31.
32.
33.
34.
35.
36.
37.
38.
39.
40.
41.
42.
43.
44.
45.
46.
47.
48.
49.
50.
51.
52.
53.
54.
55.
56.
57.
58.



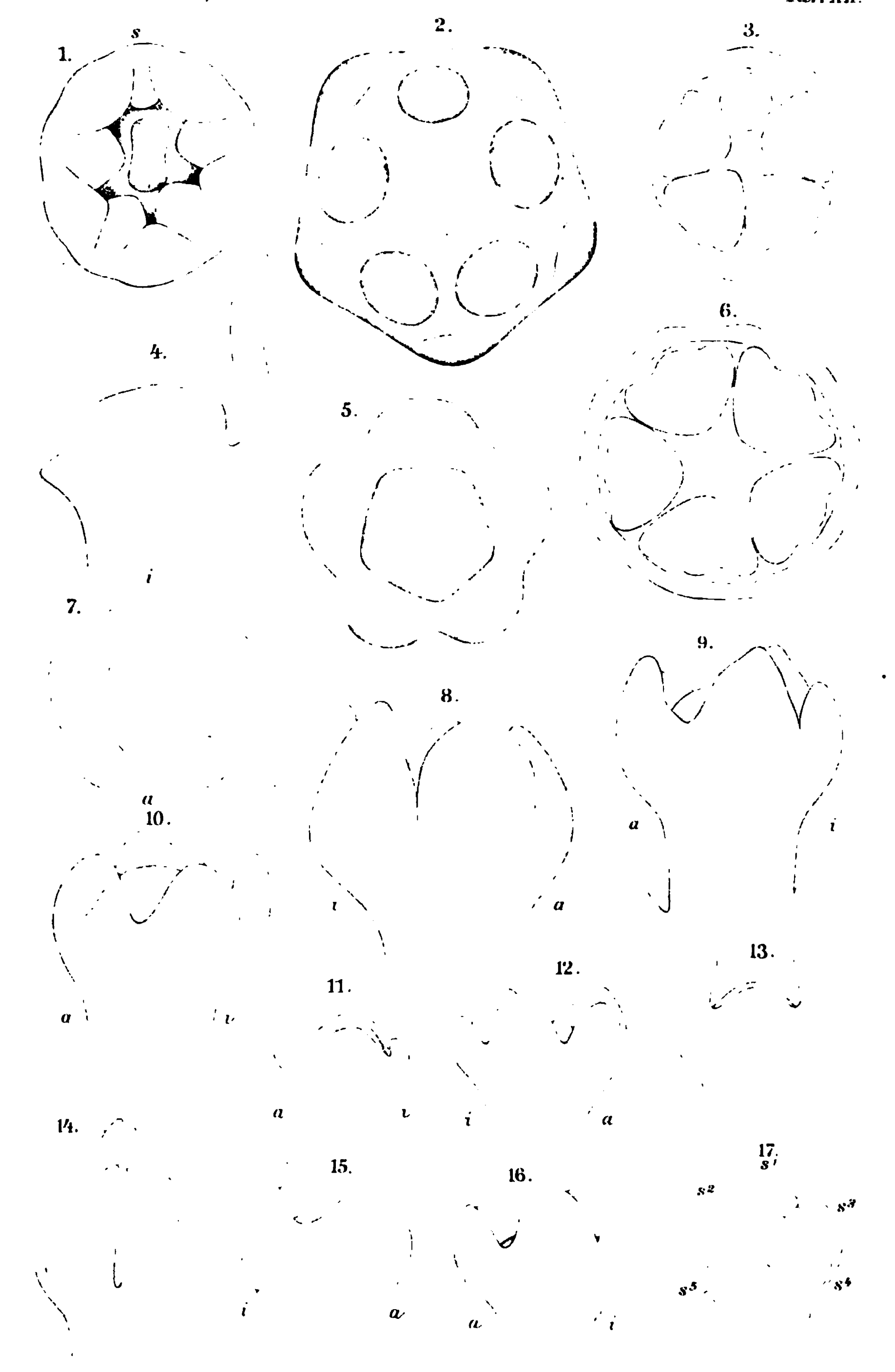


Jahrb.f.n
Taf. XIV.
1000
900
800
700
600
500
400
300
200
100
1
2
3
4
5
6
7
8
9
III

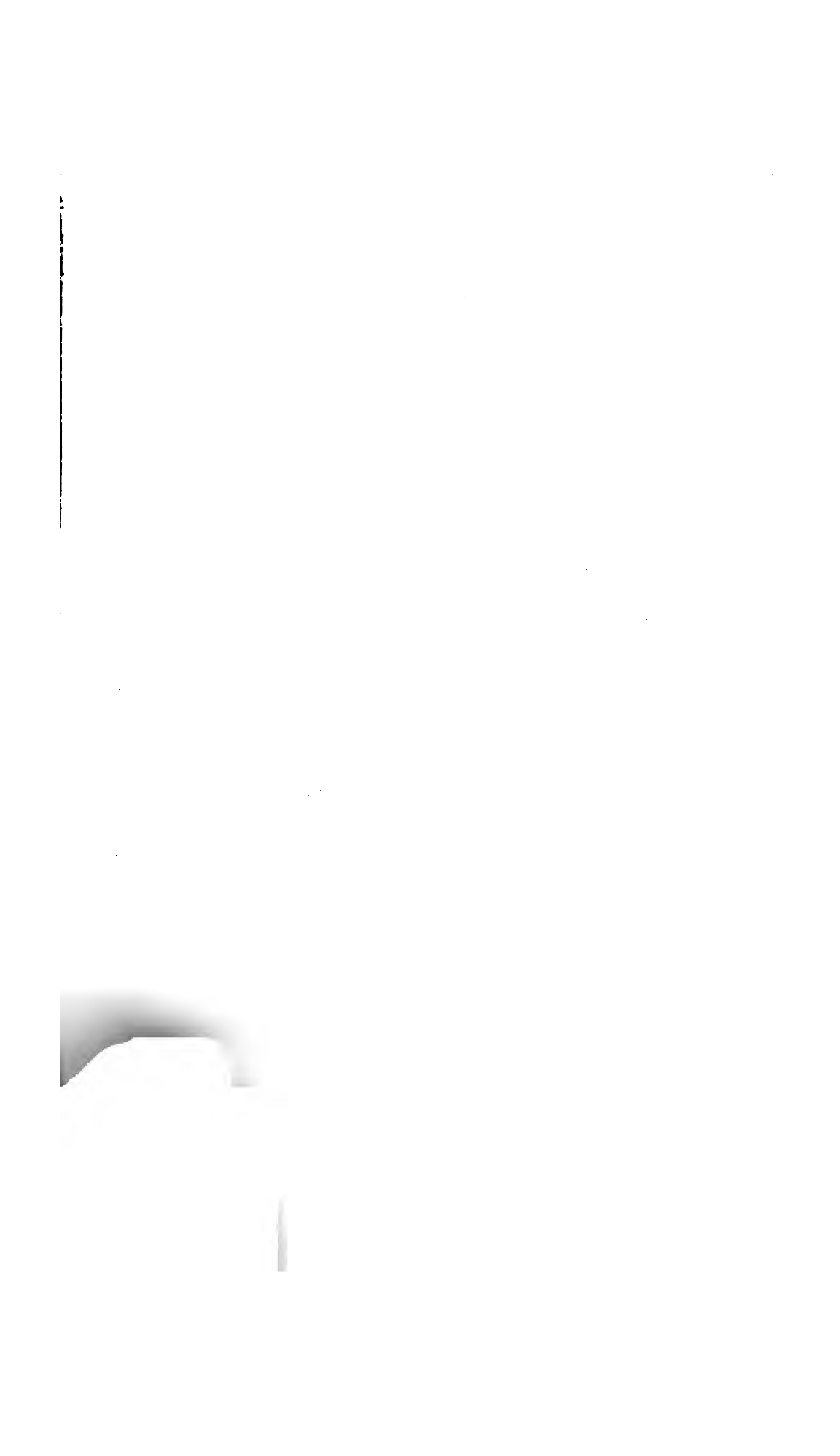


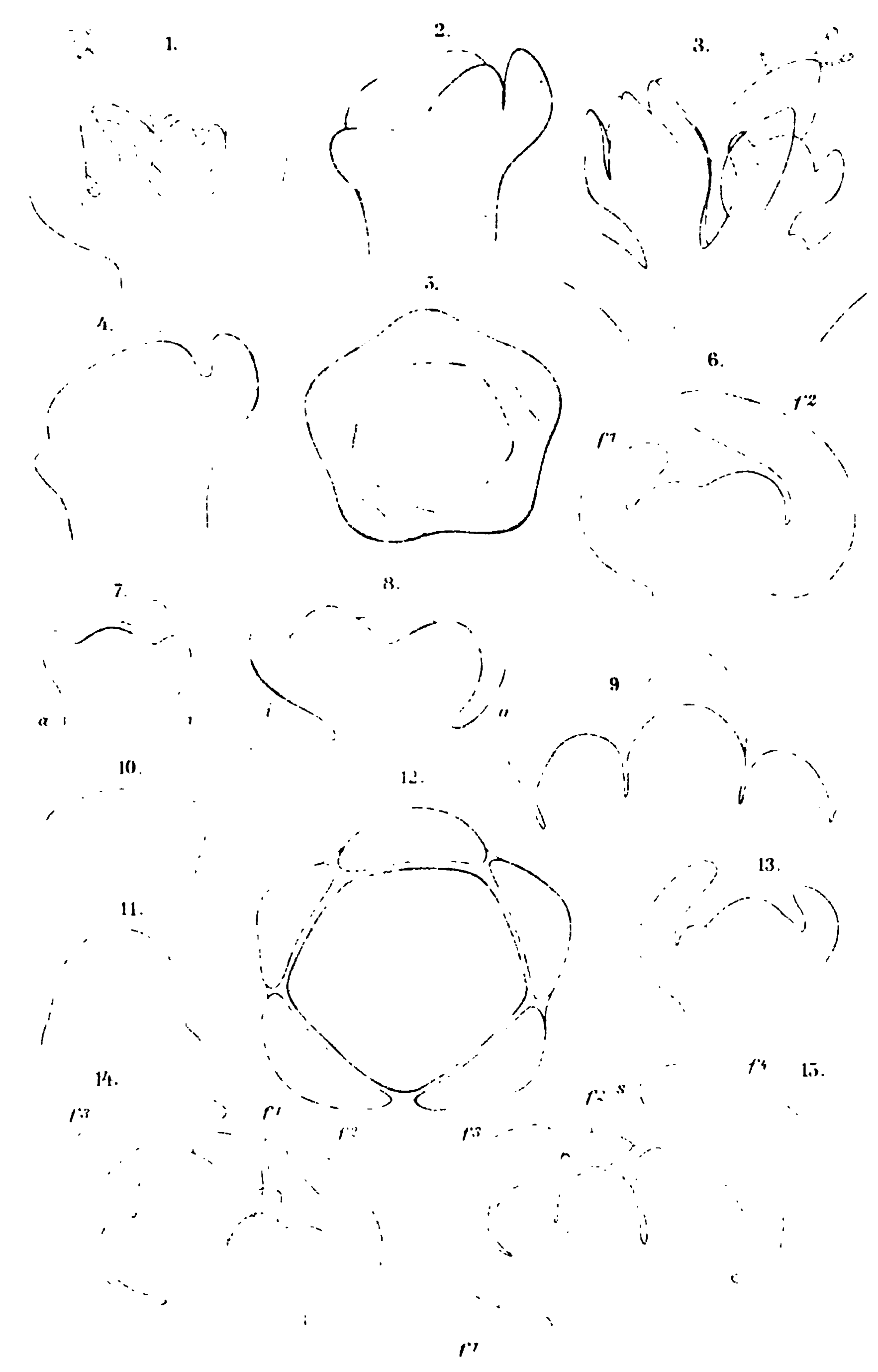
1.
2.
3.
4.
5.
6.
b
7.
b
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
a
21.
22.
23.

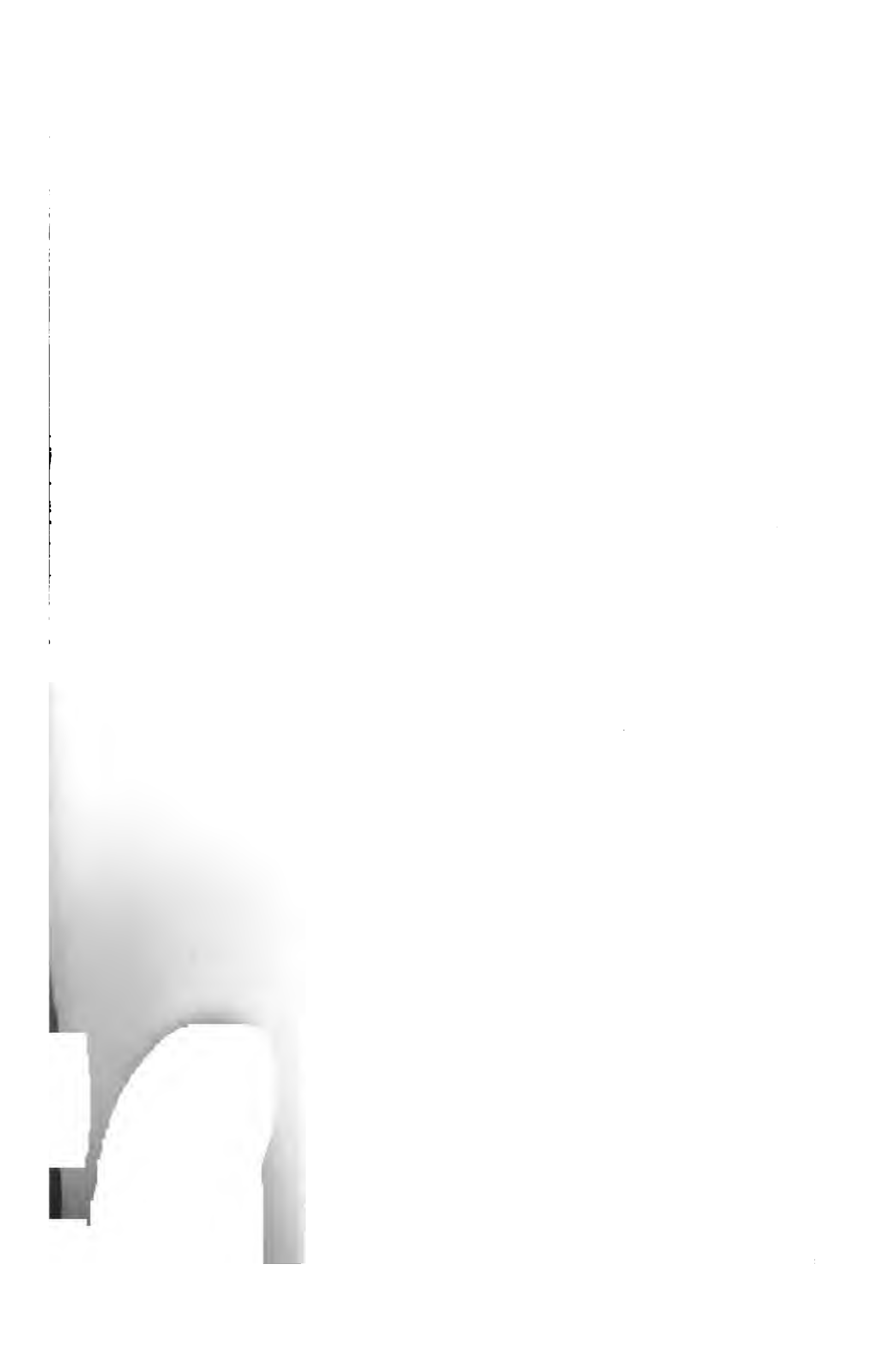


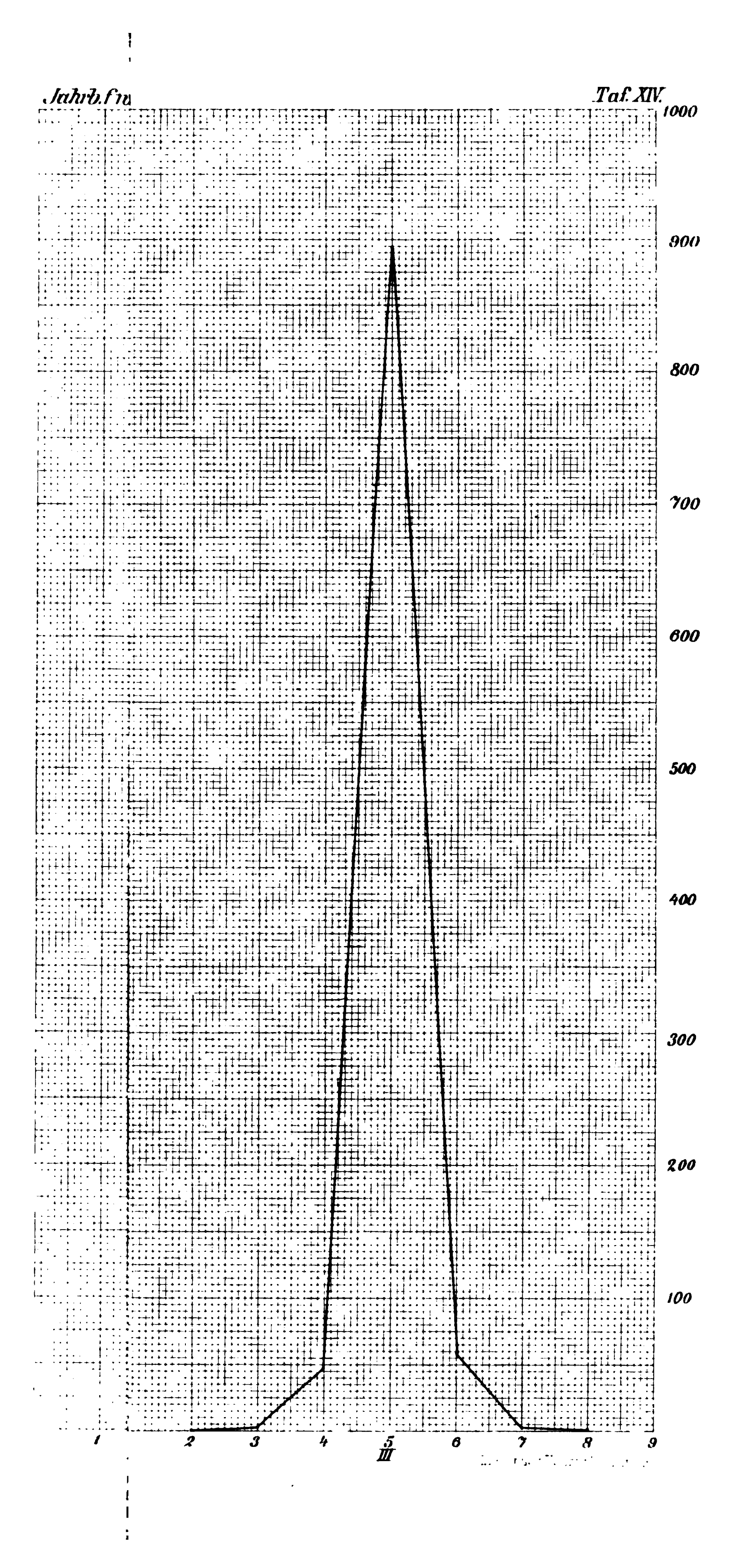


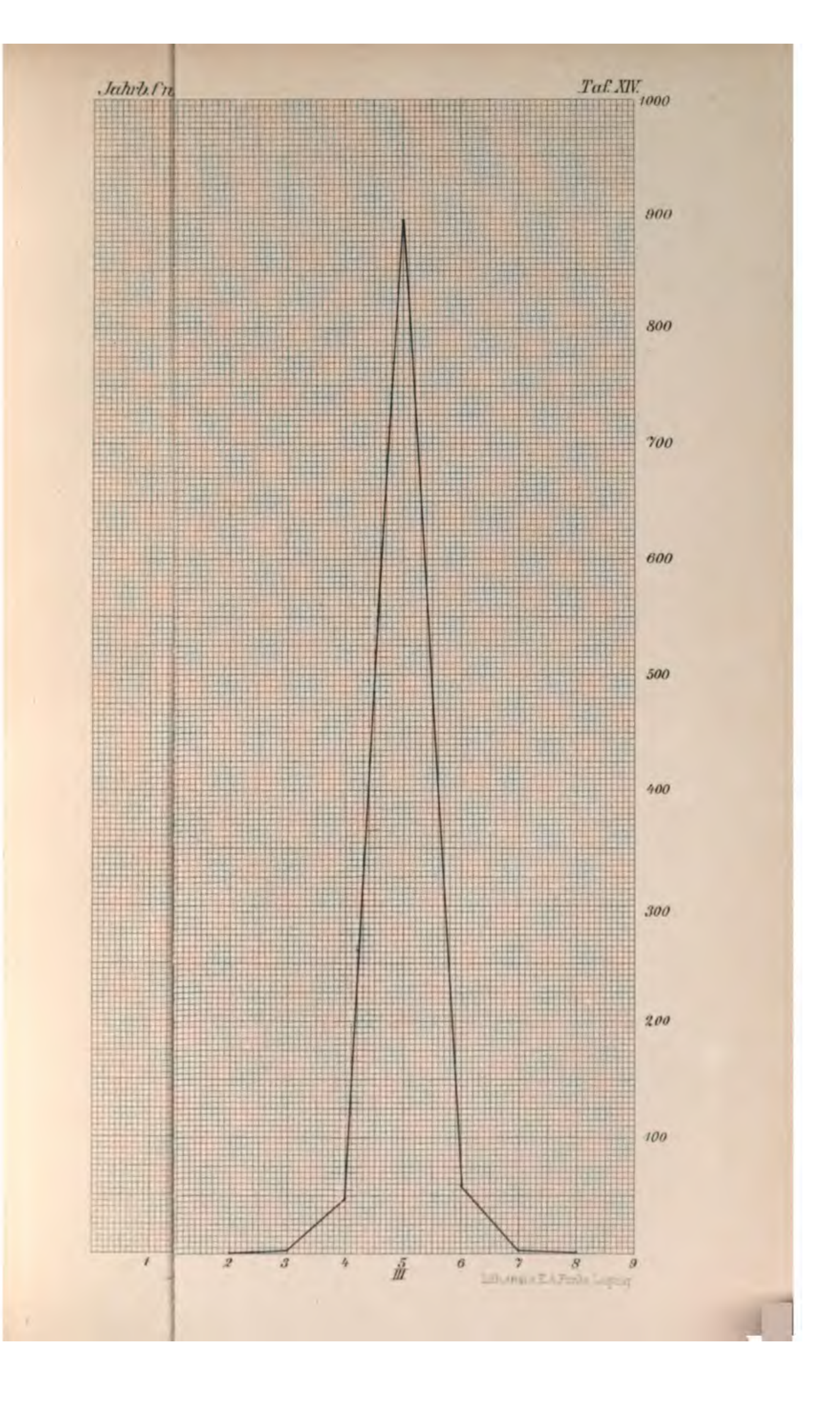
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

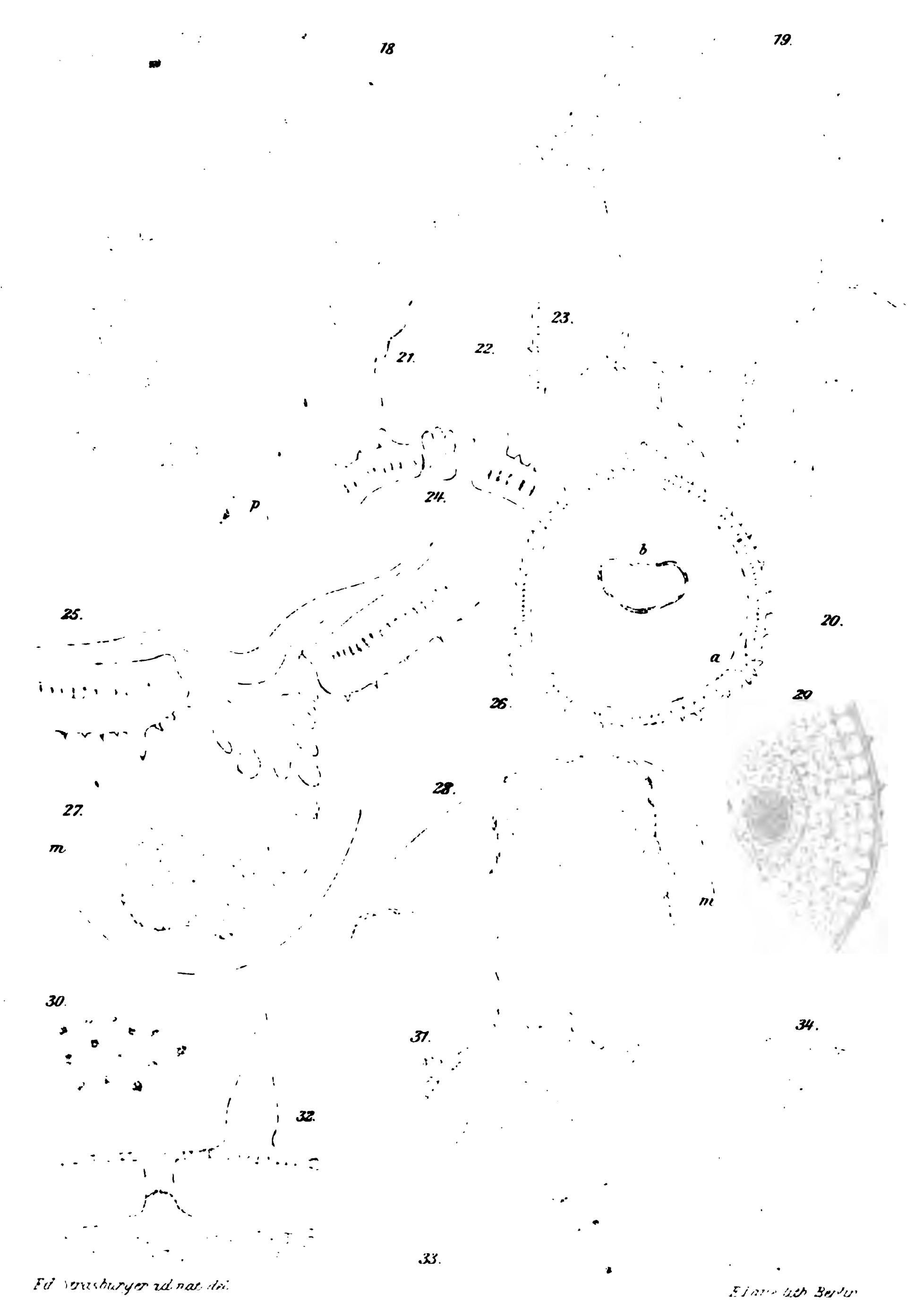



1.
2.
3.
4.
5.
6.
f¹
f²
7.
8.
9
10.
11.
12.
13.
14.
15.




1000
900
800
700
600
500
400
300
200
100
1
2
3
4
5
6
7
8
9
III


1000
900
800
700
600
500
400
300
200
100
1
2
3
4
5
6
7
8
9
III



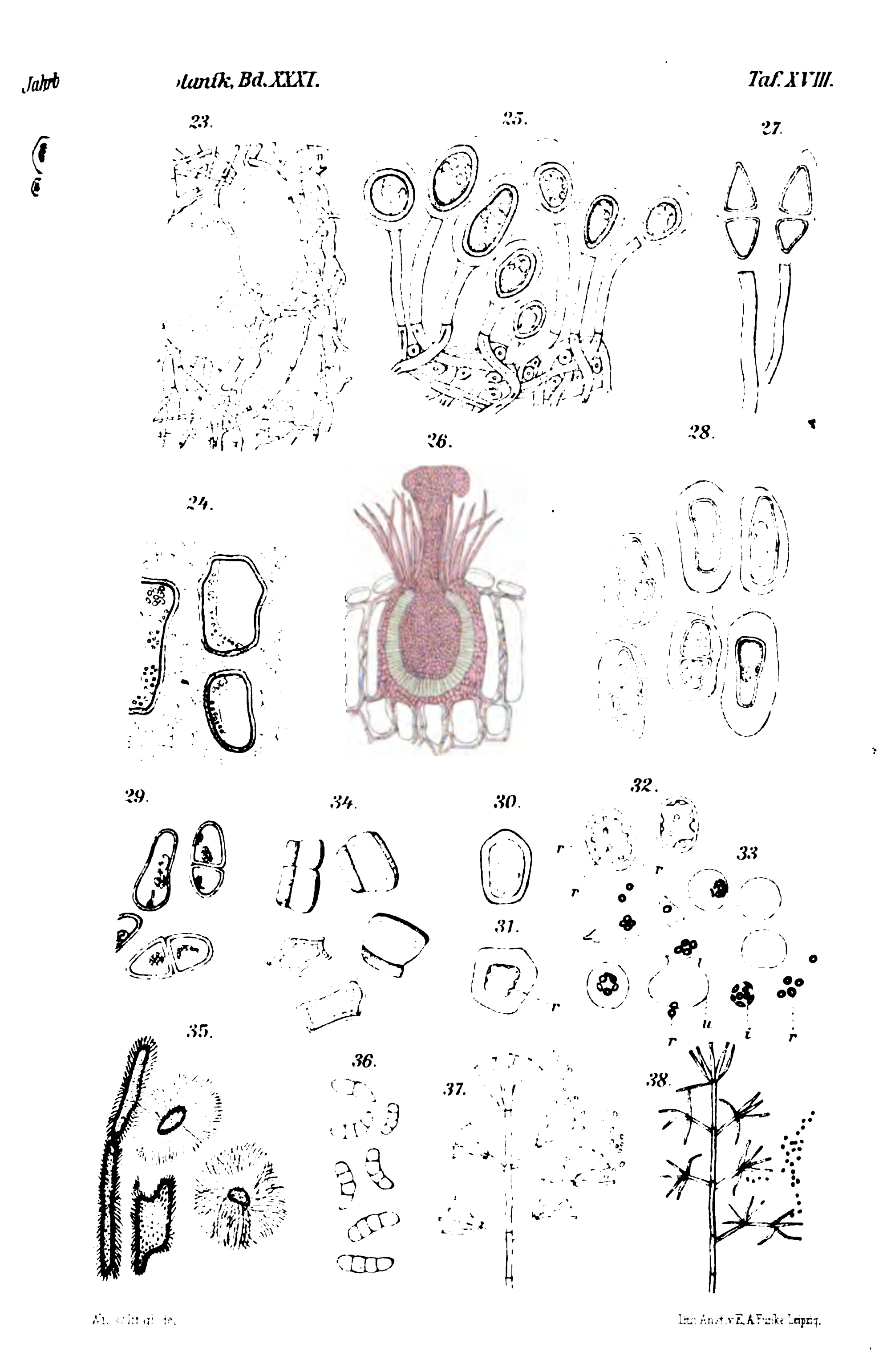
Ed. Strasburger ad. nat. del.
E. Laue lith. Berlin



18. 19. 21. 22. 23. 24. b 20. a 25. 26. 29. 27. m 28. m 30. 31. 34. 32. 33.

Strasburger ad nat. del. E. Laue lith. Berlin





Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.



23. 25. 27.

26. 28.

24.

29. 34. 30. 32. 33. 31.

35. 36. 37. 38.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

---

Namen- und Sachregister

von Band XXI—XXX.

Bearbeitet

von

Dr. Rudolf Giessler

Assistent am botanischen Institut zu Leipzig

Berlin 1897

Verlag von Gebrüder Borntraeger



Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

1*

Sachregister.

A.

B.

C.

D.



E.



F.

G.

H.

J.

K.

L.

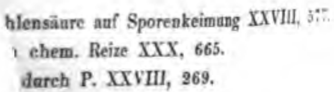
M.

O.

P.







R.

S.



T.

V.

W.

X.

Z.

145

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig | Professor an der Universität Bonn

Einunddreissigster Band. Erstes Heft

Mit 3 Tafeln

Mit Register zu Band XXI—XXX

Berlin 1897

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut).

Inhalt des vorliegenden Heftes.



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

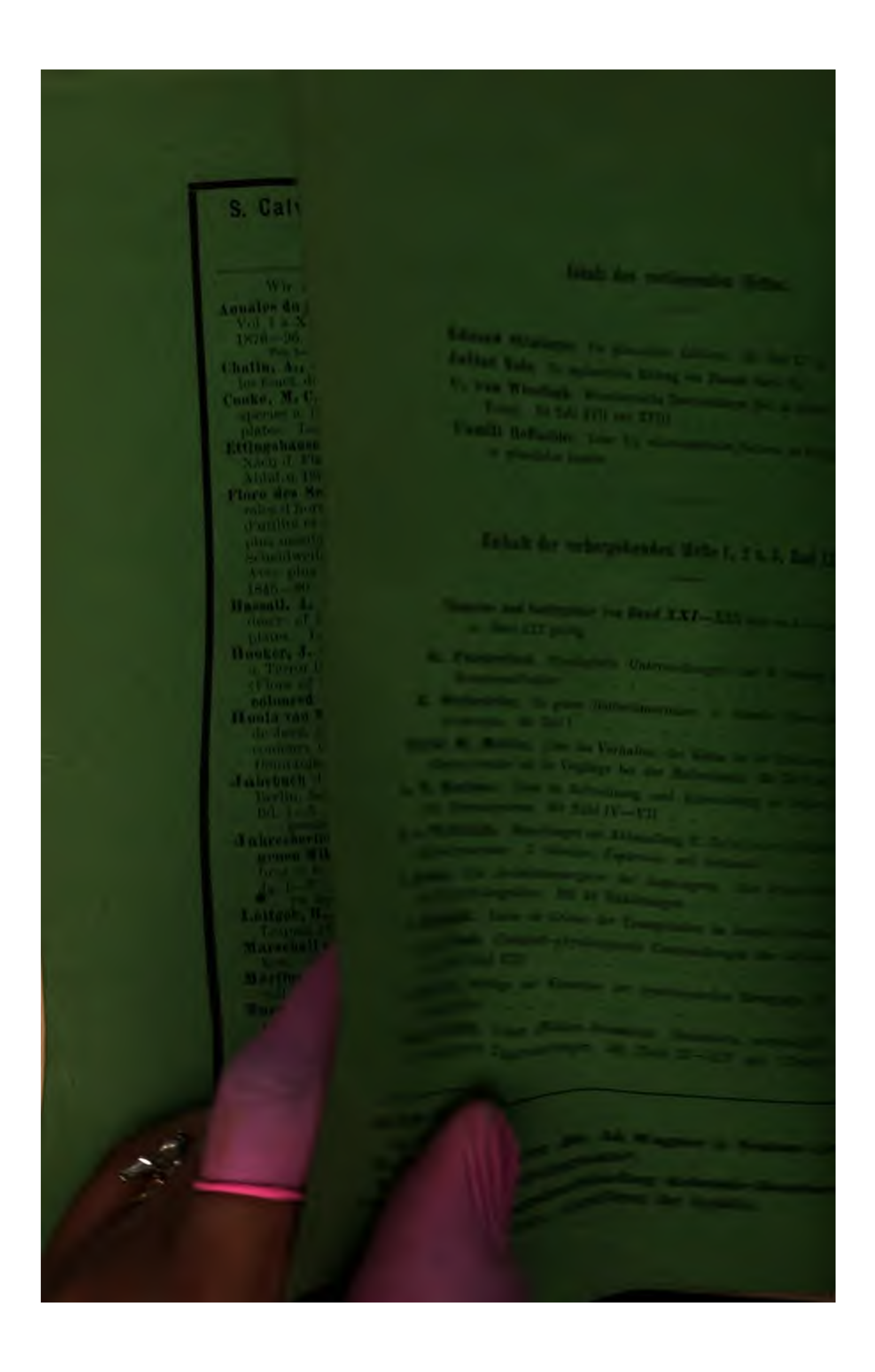
Einunddreissigster Band. Viertes Heft

Mit 4 Tafeln

Berlin 1898

Verlag von Gebrüder Borntraeger

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut)




Über 1000 Bildertafeln und Kartenbeilagen.
MEYERS
= Soeben erscheint =
in 6. neubearbeiteter und vermehrter Auflage:
158 Farbentafeln.
272 Hefte zu 50 Pf. 17 Bände zu 8 Mk.
KONVERSATIONS-
17 Bände in Halbldr. gebunden zu 10 Mk.
17,500 Seiten Text.
Probehefte und Prospekte gratis durch jede Buchhandlung.
Verlag des Bibliographischen Instituts, Leipzig.
LEXIKON
10,000 Abbildungen, Karten und Pläne.

